# Form und Formel im Tierreiche.

## Beiträge zu einer quantitativen Biologie I—XX

von

**Hans Przibram,**

Dr. phil., Dr. med. (h. c.), a. ö. Professor für experimentelle Zoologie an der Universität und Leiter der biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien.

---

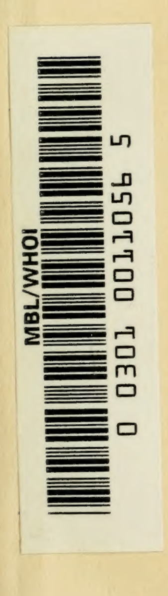
---

Mit Tabellen tierischer Konstanten im Anhang.

---

LEIPZIG UND WIEN
FRANZ DEUTICKE
1922.

VERLAGS-NR. 2726


MBL/WHOI
0 0301 0011056 5

# Form und Formel im Tierreiche.

## Beiträge zu einer quantitativen Biologie I—XX

von

**Hans Przibram,**

Dr. phil., Dr. med. (h. c.), a. ö. Professor für experimentelle Zoologie an der Universität und Leiter der biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien.

Mit Tabellen tierischer Konstanten im Anhang.

LEIPZIG UND WIEN
FRANZ DEUTICKE
1922.

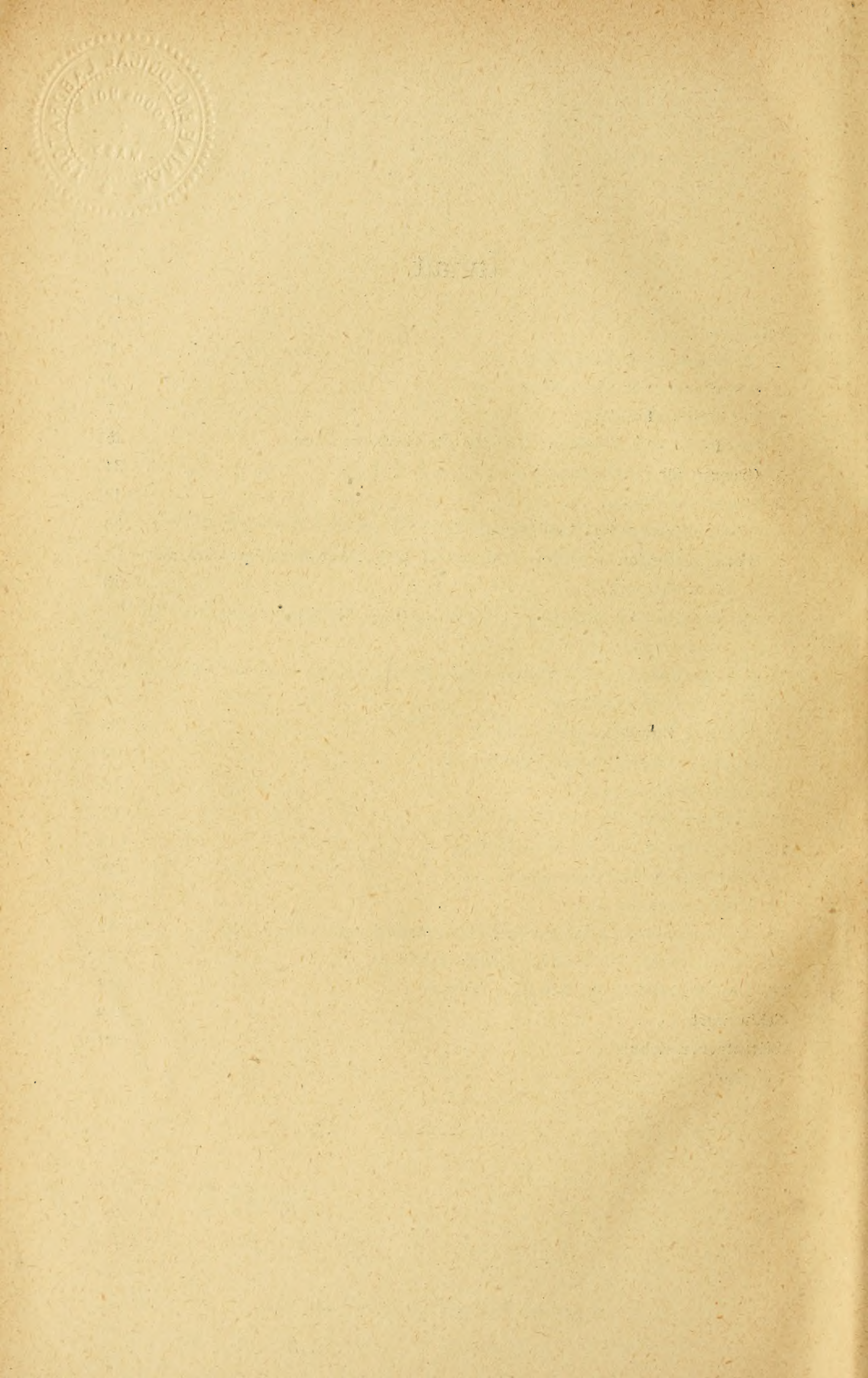
Verlags-Nr. 2726.

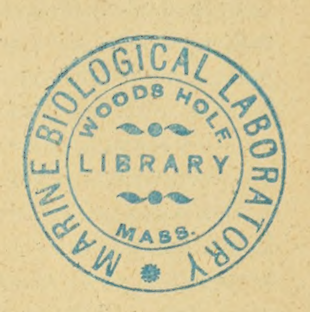
Druck von Paul Gerin, Wien, II., Zirkusgasse 13

# Inhalt.



---






# Einleitung.

„Wenn einer eine Reise tut, so kann er was erzählen" heißt es mit Recht, besonders aber dann, wenn er dabei in den Kritikerwald gerät. Ein solches Wagnis stellten meine Ausflüge in die Grenzgebiete der Biologie dar, die Kristallanalogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen (1906) und die Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme (Roux' Vorträge, III, 1908). Einer Sammelreise Ergebnisse waren es, die ich in meinen Vorlesungen unter diesem letzteren Titel 1907 vorlegte. Ausgehend von den Worten Kants „daß in jeder besonderen Naturlehre nur so viel eigentliche Wissenschaft angetroffen werden könne, als darin Mathematik anzutreffen ist", hatte ich darauf hingewiesen, wie Kant aus diesem Grunde annahm, so könne „Chemie nichts mehr als systematische Kunst oder Experimentallehre, niemals aber eigentliche Wissenschaft werden", weil sich „kein Gesetz der Annäherung und Entfernung der Teile angeben läßt, nach welchen etwa in Proportion ihrer Dichtigkeiten und dergleichen ihre Bewegungen samt ihren Folgen sich im Raume a priori anschaulich machen und darstellen lassen"; wie jedoch diese Forderung, welche nach Kants weiteren Worten „schwerlich jemals erfüllt werden wird", von der modernen Chemie zum großen Teile erfüllt worden sei und daher auch eine mathematische Biologie nicht mehr unerforscht bleiben sollte. Ich war vollständig darauf gefaßt, daß ein solches Beginnen trotzdem als unnötig, unmöglich, günstigstenfalls als verfrüht bezeichnet werden würde. Und so möchte ich vor dem Auszuge zu neuen Abenteuern einige Blätter aus dem Kritikerwalde lesen, dessen vernehmliches Rauschen bei meiner ersten Wanderfahrt Zeugnis davon ablegt, daß mein Eindringen in die wenig erforschten Gebiete nicht ohne Spur geblieben ist. Kein geringerer als der große Energetiker Wilhelm Ostwald hat mir die Ehre angetan, in der Zeitschrift für physikalische Chemie (72. Bd., Heft 2, S. 383) eine Besprechung der „Anwendung

elementarer Mathematik" erscheinen zu lassen. Obzwar Ostwald den Grundgedanken Kants für einen Irrtum hält, so gibt er zu, daß eine mathematische Einkleidung biologischer Probleme zweckmäßig sei, weil „soweit es sich in irgendeiner Wissenschaft um Größenverhältnisse handelt, diese auch eine mathematische Fassung nötig haben". Ich brauche Kant gegen Ostwald um so weniger zu verteidigen, als die Weiterentwicklung von Chemie und Physik in allerjüngster Zeit die Ersprießlichkeit der mit Teilchen im Raume operierenden anschaulichen Betrachtungsweise gegenüber der von Ostwald eine Zeitlang stark bevorzugten rein energetischen dargetan hat. In seiner Kritik heißt es dann weiter: „Die Durchsicht einzelner Kapitel führt zu dem Ergebnis, daß der Verfasser anscheinend nicht über eine so vollständige Sicherheit der mathematisch-physikalischen Begriffsbildung verfügt, daß man sich ihm ohne Bedenken vertrauen könnte. So ist S. 18 der vorletzte Absatz über die Wachstumsgeschwindigkeit nach verschiedenen Richtungen, soweit er verständlich ist, falsch. Auf den folgenden Seiten werden Volumwachstum und Längenwachstum einander proportional gesetzt, was sie bei den hier angesetzten endlichen Differenzen nicht sind. Hernach kommt der Verfasser bei der Betrachtung des Würfels auf diesen Tatbestand, weiß sich aber anscheinend nicht zu helfen. So bleibt nur zu wünschen übrig, daß er die Arbeit gemeinsam mit einem mathematischen Freunde durchgeht, um sie hernach in entsprechend verbesserter Gestalt neu herauszugeben." Für diesen Rat wäre ich gewiß dankbar gewesen, wenn ich nicht ohnehin vor Drucklegung zwei mathematisch versierte Freunde, nämlich einen Physiker und einen Physikochemiker zur Durchsicht und Kritik herangezogen gehabt hätte. Beide haben den inkriminierten Satz auch bei nochmaligem nachträglichen Durchlesen für einwandfrei erklärt und ich vermag auch jetzt noch nicht einzusehen, was an ihm falsch ist; er hatte gelautet: „Ist die Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen Radien einer wachsenden Form eine verschiedene, so kann dieselbe in den einzelnen Radien mit der Zeit sich gleichbleiben. Ist dies der Fall, so bleibt die neue Form der alten ähnlich. Wir werden ein solches Verhalten erwarten können, wo Wachstum ohne Differenzierung vorkommt; denn dann erfolgt bei gleichbleibenden äußeren Differenzierungen in gleichen Intervallen der gleiche Größenzuwachs."

Vielleicht hat Ostwald dabei an die mir damals jedoch noch unbekannten Untersuchungen von Loeb, Robertson und seines Sohnes Wolfgang Ostwald gedacht, welche entgegen meiner Erwartung keine Gleichheit der Zuwächse in gleichen Zeiten, sondern ein

S-förmiges Auf- und Absteigen des Wachstums mit der Zeit zu ergeben scheinen. Wir werden im Laufe unserer Erörterungen sehen, daß meine Betrachtungsweise trotzdem von großem heuristischen Werte gewesen ist und die vom Experimentalbotaniker E. Küster in der Beilage der Münchner Neuesten Nachrichten (28. November 1908; Nr. 129, S. 46) über denselben Abschnitt meines Büchleins geschriebenen Worte gerechtfertigt hat: „Die besten Anregungen dürfte nach Ansicht des Referenten das geben, was Verfasser über die mathematische Behandlung der Wachstumserscheinungen sagt." Wie könnten übrigens mathematische Fehler unterlaufen sein, da F. Weiß im Archiv der Mathematik und Physik (XVII., III. Reihe) von meiner Schrift sagt: „Sie besitzt wesentlich nur für den Biologen Interesse, eigentlich mathematische Probleme enthält sie nicht." Raymond Pearl findet in Science (N. S. XXX, Nr. 761, S. 153, 1909), daß meine Argumente sehr klar, eindringlich und überzeugend für die Notwendigkeit einer mathematischen Biologie sprechen, und daß es „ermutigend und von guter Vorbedeutung für die weite Annahme dieser Ideen sei, wenn sie diesmal von einem Biologen von Fach, nicht von einem Mathematiker, vorgebracht sind." Es ist dies eine Anspielung auf die biometrische Schule, welche unter Pearson und Weldon mit der Anwendung komplizierter mathematischer Formeln begonnen hatte und in Amerika einigen Anhang fand. Pearl bemängelt es auch, daß in meinem, wie er sich ausdrückt, „merkwürdig schlecht assortierten und unvollständigen Literaturverzeichnisse" von Pearson bloß dessen Zeitschrift „Biometrika", nicht aber die einzelnen Arbeiten angeführt seien. Diese Buchliste, welche ich ausdrücklich als unvollständig bezeichnet und in die ich fast nur die im Texte verarbeiteten Publikationen aufgenommen hatte, von F. Weiß übrigens als „ein reichhaltiges Literaturverzeichnis" angeführt wurde, enthält allerdings die einzelnen biometrischen Arbeiten nicht, und zwar eben deshalb, weil ich zu ihrer Verarbeitung im Texte wegen ihres zu wenig biologischen, zuviel mathematischen Inhaltes keine Veranlassung gefunden hatte. Mein teilweise ablehnender Standpunkt gegenüber dieser Schule wird weiterhin begründet werden. Es mag an dieser Stelle aus einem Briefe, den ich kürzlich von einem namhaften Experimentalbiologen aus England erhalten habe, mitgeteilt werden, daß er meine Nachfrage, wie man sich die durch den Weltkrieg unterbrochene Serie der „Biometrika" komplettieren könne, damit beantwortete, er finde es unterhaltend, daß ich überhaupt einen solchen Wunsch hätte. Er habe jede Beziehung zum Herausgeber seit langem abgebrochen und habe dabei nichts vermißt. Trotz der Einwendungen, die sich noch gegen allzu große

Kürze (G. F. Nicolài, Zentralblatt f. d. ges. Biologie, III, Nr. 17/18, 1908) und die bei einer mathematischen Darstellung so leicht entstehende Hinneigung zu einer etwas formalen Betrachtungsweise" (A. Kanitz, Naturwissenschaftliche Rundschau, Nr. 51, 17 Dezember 1908) erhoben haben, war doch im allgemeinen die Aufnahme des Büchleins eine freundliche, namentlich im Kreise der engeren Fachgenossen (A. Fischel Zentralblatt für Physiologie, Bd. 23, Nr. 25; A. Oppel Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 26, Heft 3) und als Lehrbehelf (vgl. Vierteljahrsschrift des Wiener Vereines zur Förderung des physikalischen und chemischen Unterrichtes, Heft 3, Sept. 1908; Literarische Mitteilungen des Korrespondenzblattes für den akademisch gebildeten Lehrerstand, Nr. 10, 1908 von P. Schulze). Die Aufnahme ermutigte zum weiteren Eindringen in das Gebiet, Ostwalds Wunsch nach schärferen Formulierungen zu erfüllen, neue Argumente jenen gegenüber zu finden, die noch bei aller Anerkennung der Möglichkeit, Nützlichkeit und Notwendigkeit der neuen Methodik dennoch eine mathematische Formulierung in der Biologie für verfrüht ansehen, wie Meinike (in Hagen i. W.; Deutsche Ärztezeitung, Jahrgang 1908, Heft 23) und Giglio-Tos (Biologica II. 1908, Nr. 13, S. 7). Dieser italienische Physiologe warnt besonders vor der Gefährlichkeit einer falschen Anwendung von Mathematik. Darin wird man ihm gewiß Recht geben; man braucht bloß an die Zahlenspielerei der Astrologen und ähnlichen, auch modernen Zahlenmystizismus zu denken. Aber gerade die bei einem Rechenfehler ins ungeheuerliche sich steigende Falschheit der Resultate ist es, welche bei fortwährender Kontrolle der ermittelten Formeln am Experimentalobjekte sehr bald zur Aufdeckung von falschen Prämissen führt, und ein Hauptwert der Anwendung von Mathematik liegt eben in der großen Unwahrscheinlichkeit, trotz falscher Prämissen zu Schlüssen zu gelangen, die mit der Wirklichkeit übereinstimmen. Freilich ist es erforderlich, jeden rechnerischen Schluß sofort wieder durch neue Untersuchungsreihen zu verifizieren und das ist eine der Unterlassungssünden der biometrischen Schule gewesen, daß lang aufgebaute Formeln nicht Schritt für Schritt verfolgt wurden, sondern bloß eine Endzahl zu verifizieren versucht wurde. Sind Ansätze präzise formuliert und ergeben sich aus unseren Kenntnissen Anhaltspunkte für den Verlauf der Erscheinung, so ist es Sache eines ausreichenden Tatsachenmateriales, die besonderen Zahlen zum Einsetzen in die Gleichung zu liefern. Unzureichendes Tatsachenmaterial wird zu unrichtigen Ergebnissen führen können, aber eine Wiederholung der Versuche mit größeren Mengen wird eine Korrektur bald ermöglichen. Irrtümer sind auch bei meinen eigenen Aufstellungen

auf Grund unzulänglichen Materiales vorgekommen; diese irrigen Verallgemeinerungen habe ich im Verlaufe der weiteren Versuche bald korrigiert und die neuen Ansätze bestätigt gefunden. Ich hatte mir auch seinerzeit nicht angemaßt, sogleich alles vollkommen zuwege zu bringen und meine „Anwendung" schloß mit den Worten: „Mag auch vieles, was sich im Kleide exakter Darstellung präsentiert, später durch Vervollkommnung der Experimentalmethode einer ganz anderen mathematischen Formulierung Platz machen, so können wir doch jetzt schon aus den Ergebnissen der bisherigen Versuche die Überzeugung schöpfen, daß wie überall in der Natur, so auch bei den biologischen Problemen, um mit Haacke zu sprechen: „Stets Maß und Zahl den Strom des Seins beherrschen!"

Wilhelm Ostwald hat die Forscher in zwei Kategorien geteilt: in Romantiker und Klassiker: letztere durchaus besonnen, ohne Irren, den einmal eingeschlagenen Weg ruhig bis zu Ende schreitend; erstere lebhaft, voll Phantasie, rasch im Schlusse und Handeln, leicht neuen Anregungen zugänglich und solche spendend. Die Romantiker sind es, welche nach neuen Gebieten Ausschau halten, mit ihrem Enthusiasmus Jünger anwerben und diese teilnehmen lassen an ihrer Forschung, während die Klassiker mehr für sich abgeschlossen arbeiten, Vollendetes der Welt übergeben, das aber den Jüngeren kaum etwas mehr zu tun gibt und ihnen daher wenig zur geistigen Verarbeitung bietet. Die Klassiker bilden daher weniger Schüler aus. Zweifellos würde mich Ostwald zu den Romantikern rechnen, wie es jüngst gelegentlich eines Feuilletons über meine Arbeitsstätte einer meiner Schüler getan hat (Koppányi).

Ich bin bereit, diesen Ehrentitel voll und ganz für mich in Anspruch zu nehmen. Weder neide ich dem Klassiker seine Unfehlbarkeit, die sich doch oft im Laufe der Zeitepochen als trüglich herausstellt, noch möchte ich seine Unnahbarkeit teilen, denn es war mir stets Bedürfnis, andere teilnehmen zu lassen an meinen Entdeckungen und Erfindungen. Als angehender Zoologe zog ich nach dem Neulande der experimentellen Morphologie, angeregt durch den Vater der Entwicklungsmechanik, Wilhelm Roux. Vor meinen Augen stand in der Phantasie lange als Forschungsstätte der Zukunft die biologische Versuchsanstalt, ehe es mir gelang, eine solche im Wiener Vivarium mit der Beihilfe gleichgesinnter Botaniker zu errichten. Es war und ist meine Freude, hier anderen Forschern die Möglichkeit zur experimentellen Arbeit an biologischen Problemen zu bieten und in wenig erforschte Gebiete sich einzuleben.

Es mag seltsam erscheinen, daß gerade ein Romantiker sich der mathematischen Behandlung der Probleme zugewendet hat, denn die Anwendung von Mathematik erscheint dem Uneingeweihten als phantasielos und wenig anziehend. Jedoch in der Geschichte der biologischen Wissenschaften finden wir eher den Romantiker bereit, mathematische Wege als die neuen, verlockenderen zu wandeln. Bei dem Begründer der Psychophysik, die man auch als mathematische Psychologie bezeichnen könnte, Theodor Fechner, war die Phantasie dermaßen mächtig, daß er es nicht unterlassen konnte, neben seinen streng wissenschaftlichen, bahnbrechenden Arbeiten auch satirische und phantastische unter dem Pseudonym Mises herauszugeben. Einen Romantiker müssen wir sicherlich den feurigen Vorkämpfer der Entwicklungslehre, Ernst Haeckel nennen und dennoch faßte gerade er zuerst den Gedanken, die mathematischen Formen der Kristalle an Organismen wiederzufinden. Jacques Loeb, der es wagte, sich an die bis vor kurzem für unmöglich gehaltene künstliche Befruchtung heranzutreten und eine solche auch fand, und der auch sonst voll kühner, neuer Ideen der alten Physiologie entgegentritt, hat kürzlich eine eigene Zeitschrift für allgemeine Physiologie in Amerika gegründet, die vor allem der quantitativen Biologie dienen soll, wobei er die allgemeine Physiologie mit der experimentellen Biologie ihrem Wesen, ihrer Arbeitsweise und ihrer Arbeitsmittel nach für identisch erklärt (The Journal of General Physiology, vol. I, Nr. 1, S. 1, Baltimore, Rockefeller Institute, 1918).

Wir werden bei der Besprechung von Regeneration und Wachstum sehen, wie er selbst bei seinen Beiträgen zu einer ganz ähnlichen quantitativen Auffassung gelangt ist, wie ich sie vertreten habe. Ganz besonders erfreulich war es für mich, in einem ebenfalls während des Krieges erschienenen Buche von D'Arcy Wentworth Thompson (On Growth and Form, Cambridge 1917, University Press) eine ausführliche Darstellung mathematischer Probleme in der Biologie zu finden, die großenteils nach des Autors eigenen Angaben, auf meine Anregung zurückzuführen ist. (Seite 16* und in einem Briefe an meinen Bruder Karl Przibram). Daß Thompson auch zu den Romantikern zu zählen ist, geht nicht bloß aus seinem Enthusiasmus für die neuen Wege, sondern noch mehr aus seiner poetischen Schreibweise hervor, welche die Lektüre seines Buches nicht bloß zu einem wissenschaftlichen, sondern auch zu einem künstlerischen Genusse macht. So möchte ich auch trachten, keine trockene Aneinanderreihung von Formen und Formeln zu bieten, sondern Ausflüge in die Gebiete der quantitativen Zoologie unternehmen, die uns eine Orientierung für weiteres Eindringen gestatten sollen.

Die Mathematik beschäftigt sich als Geometrie mit Formen, als Arithmetik mit Formeln; beide Darstellungsweisen lassen sich auf quantitative Vorgänge anwenden; dasselbe Geschehen kann mittelst geometrischer Formen oder arithmetischer Formeln dargestellt werden. Nicht nur Erscheinungen, welche selbst eine im Raume liegende Form besitzen, wie die Gestalt der Naturkörper, sondern auch in der Zeit verlaufende Vorgänge können räumlich dargestellt, durch Kurven und Projektionen in der Ebene anschaulich gemacht werden. Wenn daher Mac Leod (The Quantitative Method in Biology, Manchester, University Press, 1919) ganz neuestens der Anwendung quantitativer Methoden zur Beschreibung der Lebewesen das Wort redet, so kommt dieses an und für sich interessante Buch insoferne etwas verspätet, als er ohne Kenntnis unserer weitergehenden Aspirationen bloß ein kleines Feld sich zur Bebauung abgesteckt hat und auch auf diesem das Wesentliche im Zusammenhange mit anderen Problemen sich ergebende nicht erfaßt hat. Mit der einfachen Formbeschreibung wollen wir uns nicht begnügen lassen. Allein schweres, mathematisches Rüstzeug soll uns bei unseren Reisen nicht beschweren, höhere Mathematik gehört nicht zu meinem Reisegepäck. Pflegt doch der Pionier meist mit einfacherem Handwerkzeug zu arbeiten als die spätere Musterwirtschaft. Den Pionier beseelt der romantische Geist, der ihn neuen Gebieten zusteuern läßt, neue Pfade zu gewinnen strebt, abseits der ausgetretenen Wege. Vielleicht geht er irre, oft unterliegt er bei zu gewagtem Unternehmen: („In magnis voluisse sat est" schrieb mir einst Hofmeister aus Straßburg über meine Bestrebungen und Kristallanalogien), aber wohl ihm, denn ihn beseelt der göttliche Funke, der ihn heraushebt über die eintönigen Sorgen des Alltages, der ihm den Glauben verleiht an seine Sendung, der ihn zum Führer werden läßt für künftige Geschlechter. So schließe ich diese Einleitung mit den Worten, die Kippling singt von den Pionieren in fremden Weltteilen, Verse, die seltsam gut auf unsere gegenwärtigen Verhältnisse passen (Seven Seas; Übersetzung des Autors: Der Toten Sang):

„Wir waren Träumer, Großes träumend in der übervollen Stadt,
Wir sehnten uns über den Kreis hinaus, wo zur Fremde sich neiget der Pfad;
Kam ein Raunen, kam ein Schauen, kam die Kraft mit der Not,
Bis der Geist, der nicht Manns Geist, zum Führer sich bot.
Wie der Hirsch bricht — wie der Stier sticht aus der Herde gewohntem Geheg,

Im Vertrauen kinderseelig zogen wir unseren Weg.
Dann das Reis versagte, dann die Speis' versagte, dann die Wasser versiegend verdarben,
Im Vertrauen kinderseelig legten uns nieder und starben.
Im Flugsand – am Veldtrand – in der Farnbusch Versteck,
Daß die Söhne folgen nach beim Gebeine am Weg.
Folget nach! Folget nach! Wir düngten die Erd',
Und die Knospe erblühte, die fruchtbar werd'!
Folget nach! – Wir warten, wo der Spur Ende war,
Auf den Ton vieler Schritte, auf den Tritt einer Schar.
Folget nach! Folget nach! Denn gesät ist die Saat,
Längs der Beine am Wegsaum dem Erbe Euch naht!"

# 1. Die Formen der Einzelligen.

Wir wollen unter „Form" die allseitige Abgrenzung eines dreidimensionalen Raumstückes verstehen, während für eine solche Abgrenzung in zweidimensionaler Fläche der Ausdruck „Figur" gebraucht werden möge. Das entspricht dem allgemeinen Sprachgebrauche, nach welchem die auf die Papierebenen projizierten Abbildungen als Figuren bezeichnet werden, während unter verschiedenen Tierformen die Verschiedenheiten der Gestaltung der lebenden Tiere selbst verstanden werden. Wir kennen aus unserer unmittelbaren Erfahrung keine Tiere, welche nicht geschlossene, kontinuierlich zusammenhängende Formen darstellen würden. Der gasförmige Zustand der Materie mit seinen unzusammenhängenden Molekülen und mangelnden Raumabgrenzung kommt für Lebewesen nicht in Betracht. Mit beißender Satyre wandte sich der große Philosoph, Mathematiker und Physiker Liechtenberg aus diesem Grunde gegen den Anthropomorphismus im Gottesbegriffe, indem er den im Ebenbilde des Menschen vorgestellten Gott als „gasförmiges Wirbeltier" bezeichnete. Nicht minder heftig wandte sich in unserer Zeit Mach gegen die Trennbarkeit von Geist und Körper, als der durch gewinnsüchtige Medien irregeleitete Chemiker Reichenbach Beweise für den Spiritismus zu erbringen glaubte. Die Untrennbarkeit der psychischen Lebensäußerungen vom lebenden Tierkörper, der die Form ausfüllt, hindert nicht eine oft weitgehende Teilbarkeit des Tierkörpers selbst, dessen Teilstücke nach vollkommener Abtrennung und Annahme eigener Form selbstständige psychische Äußerungen zukommen. Bereits der heilige Augustinus hat sich darüber den Kopf zerbrochen, wieso entzweigeschnittene Würmer in jedem Teilstücke empfinden und sich bewegen, ob denn die „Seele" mitgeteilt worden sei. Die mit Regulation und Regeneration der fehlenden Partien einhergehende Teilbarkeit von Tieren zeigt immer wieder, daß jedes ganz abgetrennte Stück als Tier für sich fungiert; wir können uns überzeugen, daß sogar eine teilweise Abtrennung zu einer ganz der Abtrennungstiefe entsprechenden Form-

bildung führt, worüber bei Besprechung der Asymmetrien von Metazoen ausführlich zu sprechen sein wird. Wir können auch einen leeren Raum uns geteilt denken, und jedes Stück wird seine Eigenschaften beibehalten, wenn es sich um einen sogenannten „ebenen" Raum handelt, nämlich einen solchen, der sich einer vierten Dimension gegenüber ebenso verhält wie eine zweidimensionale Ebene in der dritten Dimension. Eine solche ebene Fläche wird nach allen Richtungen geteilt stets ihre Eigenschaften beibehalten, während bei Teilung gekrümmter Flächen Stücke mit ungleichen Eigenschaften, z. B. verschiedener Krümmung, entstehen können. Auf weitere Beziehungen des ebenen Raumes, als welcher sich auch nach Einsteins Untersuchungen über die Relativität aller Bewegungen unser Raum darstellt, komme ich später zurück. Die Teilbarkeit unseres Raumes gestattet uns an jeder beliebigen Stelle desselben geradlinige, zueinander senkrechte Richtungen aufzustellen, ohne daß sich bei den gewählten Schnittpunkten geometrische Verschiedenheiten der Raumteilung ergeben könnten. Auf diese Art können wir zu einer Beschreibung von Formen gelangen, indem wir den Schnittpunkt von drei aufeinander senkrechten Koordinatenachsen in das Innere der geschlossenen Form verlegen und die durch die Begrenzungspunkte der Form auf den Koordinatenachsen abgeschnittenen Stücke feststellen, falls notwendig, messen. Bei komplizierten Formen werden wir mit einer Feststellung der Abschnitte auf den drei senkrechten Achsen nicht auskommen, sondern auch zwischenliegende Richtungen beachten müssen. Beginnen wir mit den einfachsten geometrischen Formen, die eine geschlossene Begrenzung zulassen. Handelt es sich nur um eine einzige Substanz und sind keine Umstände gegeben, welche eine größere Ausdehung in einer als in anderen Richtungen bewirken würde, so wird bei merkbarer Kohäsion der Teilchen Kugelform eintreten. Eine solche wird in der Tat von Flüssigkeiten angenommen, die in einem gleich dichten Medium suspendiert werden. Nun kennen wir zwar keine Lebewesen, die einfache Flüssigkeiten wären. Wohl aber realisiert sich die Kugelform bei einzelligen Tieren oder von Tieren abgetrennten Plasmateilen, die der formbestimmenden Wirkung in- oder anliegender Teile entzogen werden. So kommen solche „Tropfen" durch Entfernung des Kernes aus Protozoen (vgl. Exper. Zool. 2. Reg., 1909, S. 8) und bei Eintragung roter Blutkörper von Säugetieren in etwas Wasser (Thompson, S. 271).

Bekanntlich sind diese roten Blutkörper kernlos. Im allgemeinen kommt jeder Zelle der Tiere außer dem Plasma auch Kernsubstanz zu. Ist diese diffus im Zelleibe verteilt, so läßt sich in dem Körper kein

Ausgangspunkt für ein Achsensystem finden, der vor jedem anderen Punkte irgend eine Auszeichnung verdienen würde. Haeckel hat in seiner viel zu wenig gewürdigten generellen Morphologie Formen, die keine festen Achsen besitzen, als Anaxonia bezeichnet. Wir können diesen Namen für eine kleine Gruppe von Formen beibehalten, welche zu den Einzelligen gehört und die nach Haeckels eigenen Untersuchungen aus jedem Teilstücke regenerieren, nämlich Myxastrum und Proteomyxa. Daß diese Schleimtierchen bei jeder Bewegung lange Fortsätze aussenden und wieder einziehen, darf für die Beschreibung der Form ebensowenig in Rechnung gestellt werden, als die Bewegung eines ganzen Tieres, das dadurch aus dem durch seine Form gelegten Achsensysteme verschoben würde oder die aufeinanderfolgenden Phasen eines Bewegungsorganes, z. B. Flügels, gleichzeitig in die Formbeschreibung aufgenommen werden können. In diesem Sinne ist auch die Amoebe, welche im Innern einen abgegrenzten Kern hat, als kugelförmig anzusehen, mag sie auch fortwährend an manchen Stellen ihrer Oberfläche Pseudopodien ausstrecken und wieder einziehen. Diese Pseudopodienbildung wird nach Rhumblers Versuchen als eine durch Kontakt mit fester Unterlage und andere Umweltswirkung hervorgerufenen Veränderung der Oberflächenspannung angesehen, die mit der Eigenform des Protozoons nichts zu tun hat. Die Oberflächenspannung ist es ja, welche die schwebende Flüssigkeitskugel in ihrer Form erhält. An jedem Punkte der Tropfenabgrenzung wirkt die Kohäsion der obersten Molekülschichte als Spannung und jedes Oberflächenteilchen übt gegen den Kugelmittelpunkt zu einen Druck aus, der als Oberflächenspannungsdruck bezeichnet wird. Da in der Flüssigkeit wegen der allseitigen Verschiebbarkeit der Teilchen Gleichgewicht bloß dann herrscht, wenn der Druck überall derselbe ist, so wird bei erzwungener Deformation des Tropfens dieser wieder das Bestreben zeigen, die aus der Kugel hervorgetretenen Teile in sie zurückzutreiben, bis infolge gleichförmiger Anordnung der Teilchen in der gekrümmten Oberfläche Anlaß zu weiteren Verschiebungen nicht mehr gegeben erscheint. Zu jeder Vergrößerung der Kugeloberfläche müßte Energie aufgewendet werden, denn die Kugeloberfläche ist die kleinste Oberfläche, welche eine gegebene Raummenge zu umgrenzen imstande ist. Denken wir uns zwei nicht mischbare Stoffe in flüssigem Zustande derart ineinander geschichtet, daß beide um einen gemeinsamen, im Innern ihrer Form liegenden Punkt sich ausdehnen, so können wir wieder bloß ineinandergeschachtelte Kugeln vor uns haben, falls nicht außer der Oberflächenspannung andere richtende Kräfte auftreten.

Legen wir unser Raumteilungssystem derart in diese Kugeln, daß ihr Ausgangspunkt mit dem gemeinsamen Mittelpunkte der Kugeln zusammenfällt, so gehen nun vom Ausgangspunkte nach allen möglichen Richtungen des Raumes Parameter aus, die bis zur Oberfläche der inneren Kugel einen bestimmbaren, gleichen Wert haben und für die Oberfläche der äußeren Kugel ebenfalls gleich sind, aber größer als die vorigen. Verschieben wir den Ausgangspunkt der Raummessung aus dem Kugelmittelpunkte heraus, so würden gleiche Parameter keine analogen Oberflächenpunkte oder überhaupt Substanzverhältnisse abschneiden, Formen, bei welchen es nicht gleichgiltig ist, in welcher Weise die Raumkoordinaten angelegt werden, wollen wir in Anlehnung an Haeckel als Axonia bezeichnen und wenn bei solchen beliebig viele gleiche Achsen durch den Mittelpunkt gelegt werden können, als Homaxonia. Die Schichtung braucht sich nicht, wie bei vielen Amoeben auf zwei ineinandergeschachtelte Kugeln zu beschränken, sondern kann mehrere stofflich verschiedene Kugelschalen umfassen. Ein prachtvolles Beispiel liefert die Foraminifere Thalassicola nucleata; um den im Mittelpunkte liegenden Kern erstreckt sich eine Zentralkapsel, um diese eine Schichte vakuoligen Plasmas, um dieses wiederum ein feineres Plasma, durch dessen zahlreiche Poren strahlenartige Pseudopodien treten. Vom Zentrum zur Peripherie werden also von jedem Radius vier Schichten durchschritten. Es ist für unsere weiteren Betrachtungen interessant, daß nach Verworns Versuchen bloß die jeweils distalere von der proximaler zum Mittelpunkte stehenden Plasmaart wiedererzeugt werden kann, also in jedem Radius die Regenerationspotenz distalwärts abnimmt. Ist die Form keine konzentrische ohne bevorzugte Achsen, wie bei den genannten Homaxoniern, so haben wir Haeckels Heteraxonia vor uns. Sie teilen sich in die Gruppe der Polyaxonia, bei welchen es keine Achse gibt, die in der Schaffung von Symmetrieebenen bevorzugt wäre, und in die Protaxonia, welche wenigstens eine Symmetrie schaffende Achse besitzen. Unter den Einzelligen, die zeitlebens solche bleiben, sind die Infusorien vielleicht durchwegs als Polyaxonier zu betrachten. Obzwar auf den ersten Blick oft eine Achse als wesentlich durch ihre Länge bevorzugt erscheint, so zeigt doch nähere Betrachtung, daß Asymmetrieelemente im ganzen Körper, namentlich in der Bewimperung und Stellung der Mundöffnung und im Verlaufe der Körperstreifung vorhanden sind, die es verhindern, Symmetrieebenen hindurchzulegen. Ich erinnere an Paramaecium, das nach seiner Form zu deutsch „Pantoffeltierchen" genannt wird. Ein Pantoffel hat wie der Fuß, den er bekleiden soll,

keine Symmetrieebene, sondern bildet die Hälfte des spiegelbildlich symmetrischen Pantoffelpaares, der spiegelbildlichen Symmetrie unseres Fußpaares und ganzen Körpers entsprechend. Aber auch bei den viel regelmäßiger konturierten Glockentierchen, Vorticella und Carchesium, ist die Glocke insoferne asymmetrisch, als die Mündung nicht von einem ununterbrochenen Wimperkranze, sondern von einer Spirale gebildet wird. Diese Asymmetrie ist eine tief im Wesen des Infusorienplasmas liegende, denn selbst bei der Längsteilung des stets rechtswendigen (dexiotrichen) Carchesium polypinum, ist die Teilungsebene keine Symmetrieebene, sondern es gehen sofort zwei rechtswendige Partner hervor (Delâge u. Hérouard 1896, Zoologie I. 486.) Dasselbe ist bekanntlich bei den sich querteilenden Hypotrichen, z. B. Stylonichia (Wallengren, 1902) der Fall. Die Infusorien bilden ähnlich den Amoeben und Myxamoeben keine festen Bestandteile aus Kalk oder Kiesel aus und wir können daher von vornherein erwarten, daß sich die Wirkungen der Oberflächenspannung an ihrem weichen Körper zeigen werden. In der Tat ziehen sich die meisten nicht allzu langgestreckten Arten fast völlig zu einer Kugel zusammen und bloß die heterogene Bewimperung verrät die asymmetrische Formtendenz. Strecken sich diese Arten aus, so tritt sogleich eine lebhafte Wimperbewegung ein, die zu rollenden Bewegungen führt. Ist das eine Ende des Infusors, wie in der Regel bei den Glockentierchen fixiert, so dehnt sich nun das entgegengesetzte Ende aus und die kreisende Bewegung des Wimperringes erweckt ganz den Eindruck, daß diese Partie des Tieres unter dem Einflusse der Zentrifugalkraft sich modelliert, so wie ein Topf auf der Drehscheibe. D'Arcy Thompson (1917, S. 247) hat ferner darauf hingedeutet, daß die Umrisse der Infusorien Rotationskörpern der auf einer geraden Linie rollenden Kegelschnitte gleichen, diese aber nach Plateau die einzigen Rotationskörper sind, welche der Bedingung einer kleinsten Oberfläche genügen, also bei den diesem Gesetze unterliegenden Flüssigkeitskörpern vorkommen dürfen. Wenn teilweise steife oder durch temporäre Kräfte, z. B. Zentrifugalkraft, versteifte Ringe vorhanden sind, so können sich die den Flüssigkeitsgesetzen folgenden Partien über und unter diesen Ringen bloß in bestimmter Weise kombinieren, da der von ihnen ausgeübte Druck derselbe sein muß; sonst würde ja der Druck im Innern der Flüssigkeit nicht überall der gleiche sein. Die zur Auswahl stehenden Kegelschnitte sind die Ebene, die Kugel, der Zylinder, das Katenoid, das Unduloid und das Nodoid. Da Zylinder und Kugel beide einen ihrer Krümmung entsprechenden Druck gegen das Innere ausüben, so wird es bei der Be-

grenzung eines Zylinderstückes durch zwei Ringe bloß eine Kugelkalotte bestimmten Radius sein können, die das Gleichgewicht hält. Da der Oberflächenspannungsdruck dem Krümmungsradius verkehrt proportional ist, in der Kugel aber zwei zueinander senkrechte solche Drucke sich summieren, während in der Zylinderfläche der eine Radius (der in der Längsachse verläuft) unendlich, mithin der eine Druck = O wird, so verhält sich im Gleichgewicht, wenn r der Radius des Zylinderquerschnittes und R derjenige der Kappen ist, der Zylinderdruck zum Kugeldruck wie $\frac{1}{r} : \left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R}\right)$ und da diese Drucke gleich sein müssen, so ist $\frac{1}{r} = \frac{2}{R}$, d. h. $R = 2\,r$, der Kugelradius ist stets doppelt so groß als der Zylinderradius. Dies ist für die Zellen der Pflanze Spirogyra bestätigt worden (Thompson, S. 227).

Unversehens sind wir hier bereits von der Betrachtung und Beschreibung einer Form zu einer Formel gelangt, die es uns gestattet, auch in anderen ähnlichen Fällen auf Größenverhältnisse oder umgekehrt von den gemessenen Verhältnissen auf die verursachende Kraft zu schließen. Der nicht als zentrifugal aufgestellte Kragen sich repräsentierende Teil der Glockentierchen entpuppt sich als Unduloid, das ist der aus der Rotation der auf einer Geraden rollenden Ellipse entstehende Körper. Wie der Zylinder, vermag das Unduloid zwischen zwei Ringen ausgespannt, mit Kugelkalotten im Gleichgewicht zu stehen, denn es übt einen Druck gegen das Innere aus. Bei den Glockentierchen dürfte meines Erachtens die Spannung durch den festhaftenden Stiel und die Wirbelbewegung des Peristomes an Stelle der festen Ringe fungieren. Thompson führt noch eine ganze Reihe von Infusorien im Bilde vor, die er als Unduloide beschreibt. Für die Annahme dieser Form sucht er die Richtung der flottierenden Organismen verantwortlich zu machen, doch liegen experimentelle Daten nicht vor. Nur bezüglich der Foraminiferen zitiert er eine Beobachtung von Heron-Alten über ihr Emporsteigen und gerichtetes Schweben (S. 257). Diese sind jedoch zu den Protaxoniern zu rechnen, welche eine deutliche Hauptachse, eben die senkrechte, aufweisen. Ehe wir zu diesen übergehen, sei noch das Infusor Trichodina pediculus erwähnt. Es ist dies ein Episit von Hydra, der die Form einer Zwirnspule hat, jedoch wieder durch die spiraligen Wimperzonen als asymmetrisch sich erweist. Die Umrisse des Tieres veranlaßten Thompson es als Katenoid anzusprechen, das ist der Rotationskörper der auf einer Linie rollenden Parabel. Dieser geometrische Körper übt bezüglich der Oberflächenspannung keinen

nach innen gerichteten Druck aus und läßt sich daher mit der Ebene kombinieren, die infolge mangelnden Krümmungsradius ebenfalls keinen solchen Druck ausübt. Ich glaube wir können ebenso wie bei den Vortizellinen in der Formerklärung noch einen Schritt weiter geben als Thompson und das Vorhandensein der ebenen Begrenzung auf den Aufenthalt des Episiten selbst zurückführen, der angedrückt an den Wirt lebt. Danach muß sich auch eine hiezu passende Oberflächenform ausbilden.

Die Protaxonier teilte Haeckel in die Monaxonia mit einer ausgezeichneten, sonst lauter gleichen und in die Stauraxonia mit mehreren ausgezeichneten Achsen. Die Monaxonia können entweder an der Hauptachse zwei gleiche Pole haben (Haplopola) oder die Pole sind verschieden ausgebildet (Diplopola). Unter Einzelligen sind als Haplopola gewisse Sporozoen, namentlich Myxosporidien anzuführen, die auch bei ihrer Teilung in zwei symmetrisch gleiche Teile mit je einem Kerne zerfallen (Delâge und Hérouard, 1896, I., S. 203). Diese Formen zeigen deutlich, daß neben der Oberflächenspannung eine andere, die bevorzugte Achse ausbildende Kraft vorhanden sein muß. Einzellige Diplopola sind unter den Flagellaten und gewissen Choanoflagellaten (Codosiga) zu finden, welch letztere ganz analog den Kragenzellen der Poriferen gebaut erscheinen. Der Kragen solcher Zellen wird nur in seiner Lage bei Rotieren des im Innern vorschießenden Flagellum erhalten, wir haben hier einen ähnlichen Fall wie bei den Vortizellen. Beides sind nicht nur der Form, sondern auch der Genese nach echte Rotationsformen. Dem entspricht beim Fehlen asymmetrischer Elemente in den Kragenformen eine wirklich um die Hauptachse herum ganz gleiche Ausbildung. Solche Rotationsfiguren ohne fortdauernde Bewegungen, die sie aufrechterhalten müßten, finden wir weiterhin bei den Eiern der Metazoen, solange sie sich nicht furchen, also noch wie einzellige sich verhalten. Und dieses Verhalten ist auch in bezug auf Potenzen um die Hauptachse, welche durch den exzentrisch gelegenen Kern zu legen ist, gewahrt. Die äußere Form kann aber noch vollständig durch die Oberflächenspannung als Kugel gegeben sein. Die Stauraxonia zerfallen in solche mit gleichen Polen der Hauptachse oder Homopola und in solche mit ungleichen Polen oder Heteropola. Unter den Homopolen figurieren bei Haeckel die Radiolare Heliodiscus mit dreizähligen, Acanthostaurus mit vierzähligen Kreuzachsen. Die Begrenzungsflächen der Radiolarienskelette lassen sich nach Dreyer großenteils als verkieselte Blasen auffassen, die nach den Plateauschen Gesetzen der Anordnung von Schäumen sich ergeben. Hievon wird

jedoch besser bei Besprechung der Aneinanderreihung mehrerer Zellen gesprochen. Wir können hier die Besprechung der Formen von Einzelligen mit dem Hinweise auf die Spermazelle von Inachus, einer Meereskrabbe, schließen. Diese Zellen haben bei 1 % Salzgehalt der Umgebung runde Gestalt, aber bei zunehmender Konzentration treten spiralumgürtete Fortsätze in einer Ebene auf. Ähnliche Formen hatte Plateau bei Auflage von Spiralen auf Öltropfen und Entzug von Öl erhalten.

# 2. Die Formen der Mehrzelligen.

Sobald sich die mehrzelligen Tiere aus dem reifen, eine Zelle darstellenden Ei zu entwickeln beginnen, geben sie sich als „heteropole Stauraxonier" zu erkennen. Das Material des mehr minder kugelförmigen, aber durch die Lage des Kernes als „diplopol" kenntlichen Eies wird durch Furchen in Teile zerlegt, die selbst noch deutlich der Kugelform zustreben, aber in ihrer Anordnung zueinander Querachsen erkennen lassen. Man hat in früheren Zeiten schon in der unentwickelten Eizelle und noch mehr in der Samenzelle die ganze Gestalt des künftigen Tieres zu erblicken geglaubt, z. B. im Samenkopfe des Menschen einen zusammengekauerten Homunkulus. Durch das Eintreten dieses verkleinerten Abbildes in das Ei sollte dieses zur Entwicklung gebracht werden, indem es durch sein Nährmaterial das Männlein aufwachsen ließe. Heute belächeln wir diese naive Darstellung, welche nicht nur mit der Vervollkommnung der Mikroskopie als unrichtig, sondern auch, wie wir noch zu erörtern haben werden, als unmöglich sich herausstellt, weil eine Verkleinerung der menschlichen Form bis zu dieser winzigen Größe zu physikalischer Ungereimtheit führt. Vergessen wir aber nicht, daß noch bis vor kurzem die Notwendigkeit des Samens für die Entwicklung des Eies behauptet und daher den Loeb schen Versuchen über künstliche Parthenogenese das größte Mißtrauen entgegengebracht wurde. Heute sind aber Eier ohne lebendes Sperma auf chemischem Wege befruchtet nicht nur bis zum Larvenstadium, sondern bis zur Vollreife aufgezogen worden, so von Delâge und Smith Seeigel, von mir Gottesanbeterinnen, von Loeb Frösche. Ein gutes Stück Anthropomorphismus steckt auch in der immer wieder, wenn auch in modifizierter Form auftretenden Präformationstheorie, welche jedem Teile des Eies eine bestimmte Bedeutung für die künftige Form zuspricht und letzten Endes, wenn auch in neuerer Zeit durch Zurückverlegung in den spezifischer Gestalt baren Kernes, den Körper der Tiere aus vorgebildeten Bausteinen sich entwickeln läßt. Die Anhäufung von Ziegeln ist aber noch kein Haus und der Organismus ist

kein Maurer, der nach Verrichtung eines Teiles seiner Arbeit zu Mittag mit dem Glockenschlage die Kelle aus der Hand legt, mögen die Mauern unvollendet stehen bleiben oder sogar einstürzen. Wird die sich entwickelnde Eizelle durch die Hauptachse, welche den Kernpol oder „animalen" Pol vom entgegengesetzten „vegetativen" sondert, zerteilt, sei es durch willkürlichen Schnitt oder längs einer Furche, so werden in den meisten Fällen beide Teile sich zu vollständigen Tierformen weiterbilden, wie an Hydrozoen, Echinodermen, Vertebraten und anderen experimentell nachgewiesen worden ist (Literatur in: Experimentalzoologie I, 1909; IV, 1913, Kap. III). Anders verhält es sich, wenn auch bei Eiern derselben Tierarten die Teilung senkrecht zur Hauptachse durchgeht. Dann werden die über dem trennenden Äquator gelegeen Partie und die unter demselben liegende nicht mehr einander vollwertig zu ersetzen vermögen. Es sind also in Beziehung auf die spätere Formbildung die Pole der Hauptachse verschieden, während um diese herum noch eine gleiche Fähigkeit zur Erzeugung der ganzen Form besteht. Die Metazoeneier sind also sozusagen nicht bloß morphologisch, sondern auch in ihrer Formbildungsphysiologie Heteropole. Man hat bei Aufkommen der Eiteilungsversuche geglaubt, daß dem animalen Pole das Vorder-, dem vegetativen das Hinterende der Tiere entspreche, aber die Vergleichung aller Fälle hat mich davon überzeugt, daß es sich beim äquatorialen Teilungsverlaufe um eine Sonderung der Rücken- von der Bauchfläche handelt[1]) und auch späteren Formbildungsprozessen und Regenerationen die dorsalen von ventralen Teilen nicht gebildet werden können (und letztere von ersteren nur in beschränkter Weise). Aus den Eiteilungsversuchen geht weiters hervor, daß wir das sich furchende Ei meist als homostaure Form nach Haeckels Terminologie betrachten können, denn es sind auch potentiell noch keine Verschiedenheiten an den Kreuzachsen feststellbar. Viele Hydrozoen (vielleicht alle) behalten zeitlebens diesen homostauren Zustand bei. Mit der Dorsalseite festsitzend, kehren sie die Ventralseite mit den Polypenköpfchen dem Nahrungsstrome zu. Es ist aber irreführend, hier von Kopf und Schwanz zu sprechen, denn das als Vorderende Imponierende entspricht nicht dem Wirbeltierkopfe, sondern der Bauchseite. Wir sind so sehr gewohnt nach den Verhältnissen des Wirbeltierkörpers unsere

---

[1]) Dieser Ansicht hat auch Mc Clendon (1910) nach seinen Anstichversuchen am Frosche Chorophilus triseriatus zugestimmt; wogegen Spemann (1918, S. 528) nach Lokalisationsversuchen an Tritoneiern mehrere Einwände gegen meine Fassung erhoben hat, die ich durch neueste Versuche an Triton alpestris zu entkräften vermag.

Bezeichnungen zu wählen, daß wir uns immer wieder an die Trüglichkeit der Analogien an anderen Tieren erinnern müssen. Bezeichnet doch der Engländer sogar an der Münze die dem Kopfe entgegengesetzte Fläche als „Schwanz", im Deutschen passender als „Rückseite" oder nach dem Französischen „Revers" bezeichnet. Stellen wir uns eine mit den Münzenköpfen nach derselben Richtung gewendete Geldrolle vor, so können wir an einer beliebigen Stelle Münzen abheben, es wird doch stets auf einem Ende der verkleinerten Geldrolle der „Kopf" sein und auf dem anderen der „Revers". Einen solchen Bau haben potentiell die Hydrozoen, wenn wir sie quer zur Hauptachse zerteilen, denn dann bildet sich nach der einen Richtung wieder ein „Köpfchen", nach der anderen ein „Schwanz". Jedoch ist dies nur bei gewissen Niveaus der Zerteilung der Fall. Schreiten wir zu weit gegen die „Köpfchen" vor, so können diese nicht mehr die nun fehlende „Rückseite" ersetzen. Es erlischt aber nicht jede Formbildung, sondern nun wird auch nach „Rückwärts" ein zum alten spiegelbildlich symmetrisches Köpfchen gebildet (Lit. Exp. Zool., II, 1909). Hier läßt uns also bereits der Vergleich mit der starren Geldrolle im Stiche. Die Schichtung des Tierkörpers muß anders sein, worauf wir zurückkommen. Da die Polypen vielfach verzweigte Formen bilden, bei denen die „Köpfchen" an Enden von Verzweigungen stehen, dürfen wir in den geschilderten Verhältnissen auch wieder ein Beispiel dafür erblicken, daß Proximales von Distalem nicht mehr gebildet werden kann, wo das Umgekehrte noch möglich sein mag. Die durch Verletzung mit folgender verkehrt orientierter Regeneration entstehende beiserseits „Köpfchen" tragende Form ist von Loeb als polare „Heteromorphose" bezeichnet worden. Durch sie werden die homostauren Hydrozoen in „Homopola" verwandelt, die einzigen unter den Metazoen vorkommenden, für sich lebensfähigen Formen, welche nicht heteropole Stauraxonier sind. Die Zähligkeit der Kreuzachsen ist bei den Hydrozoen eine verschiedene. Doch finden sich immer relativ einfache Zahlenverhältnisse, die bei der Verfolgung während der Entwicklung auf die gleiche Beteiligung der ersten Blastomeren in der Tentakelbildung zurückgehen und daher Potenzen von 2 darstellen. Wird das Material an Furchungszellen durch Entfernung solcher verringert, so wird damit auch die Anzahl der Tentakel verringert (Lit. Embryogenese 1907). Werden fertige Polypen, z. B. unsere Süßwasserform Hydra, zerschnitten, so werden Tentakel auch nur in geringerer Zahl gebildet, solange nicht die ursprüngliche Größe wiederhergestellt ist (Lit. Regeneration 1909). Die schwankende Anzahl der Tentakel und ihre regelmäßige Verteilung,

die bei Rotation des Hydranten von Sektor zu Sektor zu vollständiger Deckung führen würde, legt die Frage nahe, ob wir es hier wirklich mit Eigenformen der lebendigen Substanzen oder nicht wenigstens teilweise wieder mit Formen der Oberflächenspannung zu tun haben. Wieder ist es Thompson (S. 235), der Hinweise auf das Eingreifen dieser Kraft am Polypenkörper gegeben hat. Er bringt Bilder aus Worthington's Atlas of Splashes, die zeigen, wie beim Auffallen eines runden Steinchens in Wasser eine kelchförmige Wassererhebung statthat, deren Rand aber nicht ganzrandig bleibt, sondern periodisch Ausläufer vorsendet, die zuerst unduloid aussehen und später als runde Tröpfchen abgeschnürt werden. Thompson vergleicht nun die Kelche, welche Köpfchen der Hydroide Campanularia (S. 237) umgeben, mit jenen Gebilden. Auch hier kommen abwechselnde Hervorragungen und Einbuchtungen unduloïder Form vor, die öfters durch Längsfurchung des ganzen Kelches voneinander abgegrenzt werden. Ein solches Zerfallen der Länge nach findet nach einer anderen Photographie aus Worthington's Atlas (Thompson, S. 236) bei der sich brechenden Wasserwoge statt. Sowohl das Zerfallen der Woge als auch dasjenige des Kelchringes sind auf die Instabilität des geraden Abschlusses bei einem der Oberflächenspannung unterworfenen Vorgang zurückzuführen. Wir haben ja gehört, daß die ebene Grenze mit dem Unduloid — letztere lateinische Bezeichnung von der Form der Woge „unda" abgeleitet — sich nicht im permanenten Gleichgewichte befinden kann, sondern Begrenzungsabschlüsse mit positivem, d. h. nach dem Inneren der Form zugerichteten Oberflächenspannungsdruck erfordert. Es wäre gewiß der Mühe wert, nachzuforschen, ob zwischen der numerischen Verteilung der Kelchrandzacken, Tentakel und leblosen analogen Bildern irgendeine Beziehung besteht. Thompson hat auch noch darauf hingewiesen, daß die Stiele der Hydroidkelche öfters in kugelförmige Ringe gegliedert erscheinen, was auch der Instabilität langer Flüssigkeitsfäden entspräche, worauf wir übrigens bei der Besprechung der Teilungsvorgänge von Tieren zurückkommen. Die von Thompson abgebildeten Kelche der Campanularien sind selbst als Unduloide aufzufassen, ein gleiches gilt wohl auch von den Hydranten der Tubularia, nur ist da die Ausbauschung der Form proximal. Jedenfalls kommt in diesen Teilen, welche Rotationskörper darstellen, das Überwiegen der Oberflächenspannung über spezifische Formung zum Ausdrucke. Die Verwirklichung der Rotationsfigur setzt die gleiche Größe aller Radien in den Querschnitten voraus und wird daher um so weniger wahrscheinlich auftreten, je verschiedener die Radien in stoff-

licher Beziehung sind. Bei den Hydrozoen mit lauter gleichen Kreuzachsen wird ein Konflikt zwischen der von den gleichen Parametern bedingten Begrenzungspunkten und den durch die Oberflächenspannung erzwungenen kreisförmigen Umfang nicht auszubrechen brauchen, da jene Punkte ebenfalls auf einer Kreislinie liegen. So wie wir jedoch zu Formen übergehen, bei welchen es verschiedene Kreuzachsen gibt, von Haeckel „Heterostaura" genannt, werden die Endpunkte der verschiedenen Kreuzachsen nicht mehr auf einem Kreise liegen, sondern im einfachsten Falle auf einem Ellipsenumfange, wenn nämlich bloß zwei aufeinander senkrechte Kreuzachsen vorliegen. Suchen wir Beispiele aus der von Haeckel „Autopola" benannten Abteilung der Heterostauren mit lauter gleichpoligen Kreuzachsen, so finden wir solche unter den an die Hydrozoen sich anschließenden Skyphozoen und Ktenophoren, oder zu deutsch Medusen und Rippenquallen, besonders deutlich bei letzteren, weil erstere im Laufe der Entwicklung wieder Annäherung an die Kreisform zeigen. Das Ei von Beroë ovata hat mehreren Autoren (Lit. Embryogenese, 1907) zu Versuchen gedient. Das anfänglich nur durch asymmetrische Kernstellung als diplopoler Monaxonier kenntliche Ei erfährt im Laufe der Furchungen eine Abweichung von der Kugelform, welche zunächst in der Ausbildung der dorsoventralen Hauptachse beruht. Schon die Zerteilung auf den ersten Stadien beweist jedoch das Vorhandensein festgelegter Kreuzachsen, denn die isolierten Blastomeren liefern nicht mehr in sich symmetrische Verkleinerungen der Ganzform, sondern Teilformen entsprechend jenem Abschnitte, dem sie entsprachen. Der Umriß des senkrecht zur Hauptachse gelegten größten Schnittes ist schon auf dem 8-Zellenstadium elliptisch (vgl das. Tafel VIII), wenn die Eihaut mit berücksichtigt wird. Aus dieser genommen treten die Blastomeren mit eigenen runden Konturen hervor, deren Anordnung wir bei Besprechung der Zellteilung kennen lernen werden. Der längere Durchmesser der Ellipse entspricht der späteren Tentakelebene, der kürzere der Magenebene. An vier Stellen der Peripherie dieses Querschnittes treten später die Anlagen der späteren Paare von Wimperplättchenreihen auf und entsprechend diesen vier die Endpunkte eines schiefen Kreuzes bildenden Anlagen wird das Ei noch weiter deformiert. Der Umriß zwischen diesen vier Anlagen ist deutlich nicht elliptisch. Vielmehr lassen die Abbildungen erkennen, daß es sich um keine einheitlich gekrümmte Umspannung handelt, sondern zwischen je zwei benachbarten Plättchenanlagen Häutchen ausgespannt sind mit eigenen Krümmungsradien, die für gleiche Abstände der Anlagen sich gleich

wiederholen. Zweifellos wirken diese Anlagen als festere Stellen, welche die Wirkung der abrundenden Oberflächenspannung durchbrechen, wobei aber dann wieder die Gesetze derselben die Krümmung zwischen den Anlagen bestimmen, denn wie auseinandergesetzt, können nur bestimmte Krümmungen mit einander im Gleichgewichte gehalten werden. Eine messende Untersuchung an diesen und anderen Eiern möchte von diesem Gesichtspunkte aus noch vieles Neue ergeben. Mangels eigener Untersuchungen können wir uns doch ein vorläufiges Resultat verschaffen, wenn wir die vorhin ermittelte Formel über die Zugehörigkeit bestimmter Kugelradien zu den Zylinder begrenzenden Kalotten heranziehen. Zwischen den vier Rippenanlagen liegt nämlich am Ktenophorenembryo eine rechteckig begrenzte Platte aus großen Zellen, die selbst aneinander abgeplattet, aber an den freien Flächen abgerundet sind, wodurch eine Krümmung der Platte nach beiden zur Hauptachse senkrechten Richtungen, also den Kreuzachsen, entsteht. Parallel der Hauptachse sind also nach beiden Richtungen verschiedengroßer Parameter ebene Flächen, die zu äußerst von den Kalotten überdeckt werden. Wir können uns das Ganze als zwei ineinandergeschobene Zylinder vorstellen, deren Achsen aufeinander senkrecht stehen. Die ganze Platte ist wie auch das ganze Ei in dorsoventraler Richtung flachgedrückt; die Krümmungen stellen also jeweils bloß kleine Segmente der Zylinderflächen dar und die Krümmung selbst ist gering, so daß wir die Krümmung im Querschnitte, senkrecht zur Hauptachse, vernachlässigen können. Die Figur des Querschnittes ist dann die gleiche wie für die besprochene Spirogyrazelle. Wir können erwarten, daß der Radius des Zylinderquerschnittes jeweils der Hälfte des Radius der überdeckenden Kalotte gleich sein wird. Nach Abbildungen der Beroëembryos (vergl Embr. Tab VIII, Fig. 1 h o) träfe dies zu, da die Radien der Kalotten in der Tentakelebene R ebenso groß sind (14 mm) wie die ganze Breite, also R = 2 r, wenn r den Radius des angenäherten Zylinders zwischen den Rippenanlagen bedeutet. Dieselbe Gleichung gibt das richtige Resultat auch für die Magenebene, wo Radius der Kalotte und Länge zwischen der Rippenanlage, also doppelter Zylinderradius, beide gleich (16 mm) sind. Man überzeugt sich hievon durch Aufnahme der Breite oder Länge der Platte in den Zirkel und Anlegen des kreisenden Zirkels an das betreffende Kreissegment. Wenn später die Rippenanlagen sich längs der Meridiane des Eies in doppelreihige Wimperplättchen auflösen, geht der Querschnitt des Eies in eine Ellipse über, die Oberflächenspannung überwindet wieder das spezielle Wachstum und rundet alles ab. Die Rippenquallen bleiben zeitlebens Autopola,

behalten lauter gleichpolige Querachsen, ja selbst die infolge Zweiteilung auf dem Zweizellenstadium halb erscheinenden Larven, deren Querachsen verschiedene Pole haben, da ihnen der eine Parameter fehlt, sind nach Chuns Beobachtungen imstande, nach Geschlechtsreife zu metamorphosieren und dabei die fehlende Hälfte zu ergänzen. Gegenüber diesen transitorischen Allopola, wie Haeckel Heterostaurer mit ungleichpoligen Querachsen nannte, sind die weiteren Klassen des Tierreiches durchaus zeitlebens mit höchstens einer Symmetrieebene versehen, da auch die von vorne nach hinten verlaufende Achse verschiedenpolig ist. Diese permanenten Allopola haben zwei mehr minder spiegelbildliche Hälften und sind danach von Hatschek als „Bilaterier" zusammengefaßt worden. Es sind nie mehr als zwei (aufeinander senkrechte) Querachsen vorhanden. Die zweite Querachse oder Lateralachse verbindet die spiegelbildlichen Körperhälften und ist bei den meisten Bilaterien gleichpolig, in Vereinfachung der Haeckelschen Terminologie, von mir als Eupleura bezeichnet. Seltener sind auch die Achsenenden der Lateralachse mit Verschiedenheiten versehen und dann wird der Ausdruck Dyspleura verwendet werden. Gewöhnlich wird die vorne und hinten verbindende Achse bei den Bilateriern als Hauptachse gerechnet, die Dorsoventralachse als die eine Querachse gezählt. Ich bin dieser Nomenklatur bisher auch gefolgt, aber die Homologisierung mit den übrigen Tiergruppen und die Übereinstimmung in den Potenzen drängen zu der hier gegebenen einheitlichen Auffassung der Dorsoventralachse als Primär- oder Hauptachse Die Länge spielt ja keine besondere Rolle bei der Bestimmung von Längs- oder Querachsen, sonst müßte man z. B. bei den gestreckten Seewalzen anders bezeichnen als bei den flachen Seesternen.

Die Dyspleura, von denen das typischeste Beispiel die Schnecken bilden, nehmen ihren Ausgang wie alle anderen Metazoen aus sich furchenden Eiern und jede Körperhälfte erhält Zellreihen, die dann die komplizierten Bauten der Bilaterier ausführen. Die Schnecken und die meisten übrigen, ebenfalls asymmetrischen Mollusken verraten dies Schicksal schon als Eier, da hier eine schiefe Furchung einsetzt, die das Zellmaterial ungleich zerteilt. Hier muß eine tiefgewurzelte Eigenschaft ihres Plasmas vorliegen. Von Crampton sind interessante Versuche mit der Ausübung von Druck auf sich furchende Schneckeneier ausgeführt worden. Es gelang, die Windung der Schnecke durch Druck umzukehren.

Solche anstatt rechtswendig verlaufende linkswendige Exemplare kommen auch bei der Weinbergschnecke, Helix pomatia, vor. Aber

alle Zuchtversuche, auch in mehreren Generationen, aus linksgewundenen Weinbergschnecken eine ebenso gewundene Nachkommenschaft zu erzielen, schlugen fehl (vergl. Phylogenese, 1910). Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die linkswendigen Naturfunde auch bloß auf somatischer Transposition beruhen. Ähnlich scheint es sich übrigens mit dem menschlichen Situs inversus zu verhalten, von dem mir erbliche Fälle nicht bekannt geworden sind. Wohl aber lassen sich bei Wirbeltieren durch künstliche Mittel Umlagerungen unserer inneren Dyspleurie erzielen, wie Dareste (1899) an einseitig erwärmten Hühnereiern, Spemann u. Falkenberg (1919) an zerteilten Tritoneiern zeigen konnten. Auch bei menschlichen zusammenhängenden Zwillingen fand sich in einem Partner manchmal Situs inversus. Mit den kleineren Asymmetrien, den Problemen der rechten und linken Hand werden wir uns später eingehend beschäftigen, da sie für die Auffassung der intimen Struktur der tierischen Körper von großer Bedeutung zu sein scheinen.

---

# 3. Die Teilungsformen.

Wir haben bisher die Grundformen der Tiere lediglich als geometrische Raumabgrenzung betrachtet und könnten uns nun daran machen, die konkreten Parameterverhältnisse bei verschiedenen Arten zu messen. Allein die vorgebrachten Betrachtungen sind im buchstäblichen Sinne zu „oberflächlicher“ Natur, um ohne weiteres zu brauchbaren allgemein-interessanten Ergebnissen zu führen. Haben wir zu einer vorläufigen Beschreibung der einzelligen Formen ihre präsumtive Entstehung aus Rotationskörpern herangezogen, so dürfen wir bei den Mehrzelligen nicht daran vergessen, daß auch die Anordnung der Zellen vielfach der Entstehung aus weichen, der Oberflächenspannung unterworfenen Aggregaten verdankt wird. Tropfen oder Blasen werden, so lange der flüssige Zustand die Druckverhältnisse bestimmt, nicht in beliebiger Weise aneinandergrenzen können, da jede Teilungswand so lange sich verschieben muß, bis der Druck auf ihre beiden Seiten gleich groß ist. Bei zwei gleich großen sphärischen Blasen ist es schon aus Symmetriegründen sofort einzusehen, daß die Trennungswand bloß eine Ebene sein kann. Eine solche sehen wir auch überall bei der Teilung von runden Eiern oder auch Einzelligen bei den Zellteilungen auftreten und insbesondere scharf bei Ausbildung der „Äquatorialplatte“ in der mitotischen Zellteilung, der der Zerfall des Kernes und danach der analoge des Zellkörpers nachfolgt. Sind hingegen die beiden aneinanderstoßenden Blasen von verschiedener Größe, so wird auf die Teilungswand gemäß der bereits mehrfach von uns verwendeten Formel der Druck auf die beiden Seiten der Wand sich umgekehrt verhalten wie die Länge der Blasenradien. Die Trennungswand wird also auf der Seite der kleineren Blase einen größeren Druck erleiden und daher konvex in die größere vorspringen. Aus Symmetriegründen folgt weiter, daß die beiden Blasen mit kreisförmiger Linie aneinandergrenzen und die durch diese gelegte Ebene zur Verbindungslinie der Kugelmittelpunkte senkrecht steht. Auf dieser Verbindungslinie wird, wie sofort ersichtlich, der Schnittpunkt

mit der Trennungswand durch die Differenz der gegeneinander wirkenden Drucke bestimmt und muß $P = 1/r - 1/R$ sein. Der Druck der Teilungswand ist demnach durch $1/\rho = \frac{R-r}{R\,r}$ gegeben, wenn $\rho$ der Krümmungsradius derselben ist. Nach Thompson kommt diese Formel bei Pflanzen vielfach in Betracht (S. 299—203), wo es sich um Abgliederung einer kleineren Zelle handelt. Von tierischen Objekten kann man Ähnliches an den Furchungszellen verschiedener Größe sehen, die von Roux in Eiweißlösungen nach Isolation zur Wiedervereinigung („Cytarme") und Selbsttrennung („Cytochorismus") gelangen (vgl. Embryogenese, Tafel VI, Fig. 11). Auch am Zweizellenstadium des Pferdespulwurmes, Ascaris megalocephala, ist nach Zur Strassens Abbildung (vgl. Embryogenese, Tafel X, Fig. 1) die Vorwölbung der Trennungsfläche gegen die flacher gewölbte, also mit größerem Halbmesser versehene Ektodermalzelle deutlich. Die parallelrandigen Teile, mittelst welchen diese Ektodermzelle und die stärker gewölbte Entodermzelle aneinandergrenzen, geben uns wieder ein Beispiel für die Zugehörigkeit eines bestimmten Kalottenradius zu jedem Zylinderradius. Zerlegen wir uns nämlich jede dieser Zellen in einen zylindrischen proximalen und sphärischen distalen Teil, die an ihrer Übergangsstelle versteift sein müssen, da ja sonst keine Verschiedenheit am ruhenden Ei hätte auftreten können. Dann nehmen wir an der Übergangsstelle, die den distalen Kernrand tangiert. — der Kern dürfte an der Versteifung mitbeteiligt sein — den Durchmesser = doppelten Zylinderradius (2 r) in den Zirkel, so bekommen wir den richtigen Kugelradius (R) für die Krümmung einer jeden der Kalotten, je nachdem ob wie die eine oder die andere Zelle berücksichtigen. An der genannten Figur ist für die ektodermale Zelle $R = 2\,r = 21$, an der entodermalen = 16 (mm). Noch viel schöner wird das Aneinandergrenzen zweier Blasen verschiedener Größe durch vielzellige Systeme wiedergegeben, z. B von Linse und Glaskörper unseres Auges oder durch die embryonale Anfügung eines schmäleren Abdomens bei manchen Arthropoden, Trilobiten, Limulus, Argulus, Brachyuren an den sphärischen Zephalothorax. Nach dem von Helmholtz gegebenen Normalschema des menschlichen Auges (vgl. Abb. Zool. V δ Funktion) wäre das Verhältnis des Radius der hinteren zur vorderen Augenkammer wie 15 : 8 und damit muß bei der Entstehung des Auges die später durch Einwachsen des Linsensäckchens versteifte Trennungswand den Radius $15 \times 8 : (15-8) = 120 : 7 = 17^1/_7$ haben, was für die rückwärtige Linsenkurvatur stimmt. Einen streng linsenförmigen Körper

vorausgesetzt, müßte dann auch die vordere Linsenwand diese Kurvatur besitzen, was nach Aufhören des ganz plastischen Augenzustandes möglich wäre.

Auf die Arthropodensegmentierung will ich noch nicht näher eingehen. Kehren wir zunächst zur Zweiteilung einer kugeligen Zelle zurück und betrachten die allmähliche Trennung im Verlaufe der ersten „Furche". Damit überhaupt in der ein stabiles Gleichgewicht darstellenden Kugel eine Furche auftreten kann, muß eine Kraft auftreten, die an einer sich ringförmig um die Kugel ausdehnenden Stelle mit einer Verminderung der Oberflächenspannung einsetzt. Eine solche Kraft tritt bei der Befruchtung auf, indem vom Sperma an seiner Eintrittsstelle aus der Eihülle Fette gelöst werden und sich nun oberflächenspannungserniedrigend ausbreiten, (Robertson 1909, 1911). So entspricht dem Sperma-meridiane beim Frosche nach Roux' Experimenten die erste Furche, stets rechte von linker Körperhälfte sondernd (vgl. Embryogenese, Kap. III u. Tafel III). Eine Erniedrigung der Oberflächenspannung kann aber auch auf physikalischem oder chemischen Wege (Embryogenese Kap. II) vorgenommen werden und die Richtung der Furche folgt dann wohl irgend welchen dem Eikern inhärenten Symmetrien, doch ist dies bisher noch nicht aufgeklärt, da die vorhandene Rotationsstruktur des Eies damit in Widerspruch zu stehen scheint. Nehmen wir die Trennung eines kugelförmigen Eies durch Befruchtung oder auch durch Streckung und Durchriß senkrecht zur Hauptachse vor. Letzteres ist bei entwicklungsmechanischen Versuchen auch schon öfters wirklich ausgeführt worden (vgl. Embryogenese, Kap. II). Es treten, falls keine Behinderung durch spannende Eihüllen dazwischentreten, Formen auf, welche kontinuierlich von einer Kugel mit größerem Radius zu zwei Kugeln mit kleinerem Radius überleiten. Da es sich im gewählten Falle um Rotationsstrukturen handeln soll, so können wir durch Figuren, welche den Längsschnitt durch diese aufeinanderfolgenden Stadien darstellen, uns den Verlauf eindeutig vergegenwärtigen, denn jeder solche Längsschnitt wird jeweils gleich ausfallen müssen. Sinkt an der Oberfläche der Kugel die Oberflächenspannung an einer Stelle A, so muß der zugehörige Krümmungsradius nach unserer Formel größer werden; die Entfernung der Furche von den Mittelpunkten der beiden in Bildung begriffenen Kugeln muß also gegenüber dem Radius dieser sich immer mehr vergrößern. Ist die Furche vollständig durchgegangen, so muß die größte Entfernung den letzten noch vorhandenen Berührungspunkt mit den späteren Kreismittelpunkten verbinden. Erfolgt nun der Durchriß,

so setzt mit dem Verschwinden der zerreißenden Kraft an jedem Teilprodukte wieder die gleichförmige Oberflächenspannung ein und die Länge der zuletzt sich berührenden Radien wird wieder auf das gleiche Maß mit den anderen herabgesetzt. Der einfachste Fall einer Figur, die diese Verhältnisse verwirklicht, ist die Kassini sche Kurve[1]), gekennzeichnet durch die Konstanz des Produktes aus den von den beiden Mittelpunkten an eine beliebige Stelle des Umfanges gezogenen Radien. Wir wollen uns durch eine kurze Darstellung überlegen, wieso diese Kurve den geforderten Verhältnissen entspricht. Die geometrische Aufgabe geht dahin, aus einem Kreise bei gleichbleibendem Areale durch allmähliche, symmetrische Übergänge zwei Kreise zu bilden. Denken wir uns zunächst den ursprünglichen Kreis bloß sehr wenig (um den kleinsten endlichen Betrag) auseinandergezogen, so daß jetzt in der Ausdehnungsachse an Stelle des früheren Kreismittelpunktes zwei eng aneinanderliegende Punkte entstehen. Wir können uns von diesen zu einem Punkte der Einschnürungsstelle Radien ziehen, welche beide $\rho$ groß sein mögen. Betrachten wir jedoch einen seitlich der Einschnürungsstelle gelegenen Punkt, so muß derselbe zu einem der zwei Mittelpunkte näher, zum anderen entfernter liegen als $\rho$, und zwar muß, wenn der eine Radius $\rho'$ gegenüber $\rho$ m-mal so groß geworden ist, der andere $\rho''$ m-mal so klein geworden sein, weil jede Ausdehnung in einer Richtung von einer analogen in der anderen Richtung begleitet sein wird, soll das Areale nicht selbst vergrößert oder verkleinert werden. Jeder Punkt der Peripherie ist also ausgedrückt durch das Verhältnis der zugehörigen Radien und dieses ist $\rho\, m : \frac{\rho}{m} = m^2$ und das Produkt $\rho\, m \times \frac{\rho}{m} = \rho^2$ ist eine Konstante ($= R^2 =$ Quadrat des ursprünglichen Radius). Die Größe des neuen Radius der beiden nach völliger Auseinanderzerrung entstandenen Kreise ist leicht aus der Gleichheit des Kreisinhaltes dieser beiden mit dem ursprünglichen einen nach der Flächeninhaltsformel $R^2\pi = 2\, r^2\pi$ als $r = \sqrt{\frac{R^2}{2}}$ berechenbar. Die Kassinische Kurve liefert als Körper das Rotationskassinoid, auf das die oben erläuterten Formeln analog anwendbar sind.

Gehen wir von einem zweiteiligen Blasensysteme zu einem dreiteiligen über, so wird ein solches bei der Eifurchung im allgemeinen

*) Die analytische Gleichung für die Kassini'sche Kurve lautet:

$$(x^2 + y^2)^2 - 2a^2(x^2 - y^2) = b^4 - a^4.$$

nicht vorkommen, da ja mit der zweiten Furche die durch die erste getrennten zwei Blastomeren nun ihrerseits beide wieder in zwei geteilt, im ganzen also sofort vier Zellen entstehen, das bekannte „Vierzellenstadium“. Jedoch bei dem Ei der Röhrenschnecke Dentalium sitzt den ersten beiden Blastomeren ein unpaarer Dotterlappen an (vgl. Embryogenese, Tafel II, Fig. 8), so daß hier drei miteinander vereinigte Sphären vorhanden sind. Die Trennungsflächen solcher Gebilde müssen nach den Oberflächensätzen miteinander Winkel von 120° einschließen, vorausgesetzt, daß sie den gleichen Druck im Innern ausüben und nur dann kann ja Gleichgewicht herrschen. Der Nachweis kann leicht durch das Kräfteparallelogramm geliefert werden. Wirken zwei Kräfte unter irgend einem Winkel aufeinander ein, so ist bekanntlich ihre Resultierende durch die Diagonale jenes Parallelogrammes gegeben, das zu Seiten die Stärke und Richtung beider Kräfte hat. Soll nun noch eine dritte Kraft im selben Punkte tätig sein, ohne daß die Ruhe des Systemes gestört werde, so muß sie eine der Größe der Diagonale entsprechende Stärke bei genau entgegengesetzter Richtung besitzen Sind alle drei Kräfte gleich groß, so kann dies also nur dann möglich sein, wenn die Diagonale aus zwei Kräften je einer derselben gleich ist, also das Parallelogramm in zwei gleichseitige Dreiecke zerlegt. Da es nur gleichseitige Dreiecke mit dem Winkel von 60° gibt, so hat die Parallelogrammdiagonale beiderseits diesen Winkel anliegend, halbiert also einen Winkel von 120°. Da der Oberflächenspannungsdruck von der gekrümmten Oberfläche gegen die Teilungsflächen wirkt, so müssen die Teilungswände dieselbe Symmetrie aufweisen, also ebenfalls unter Winkeln von 120° zusammenstoßen. Außer in dem genannten Eifalle sind Beispiele für diese Blasenanordnung im Tierreiche außerordentlich zahlreich beizubringen, sobald wir uns nicht auf drei Blasen allein beschränken. Beim Vierzellenstadium wird nur selten die ganz symmetrische Anordnung von Vierzellen, die in einem Punkte aneinanderstoßen, beibehalten. Meistens kommt es zum Abgleiten von zwei Zellen derart, daß zwischen zwei einander gegenüberliegenden Zellen eine neue Scheidewand entsteht, an deren Enden nun wieder das Zusammentreffen von je drei Teilungswänden unter 120° entsteht und dadurch dem stabilen Gleichgewichte genügt wird (vgl. Ascaris Embryogenese, Tafel X, Fig. 2). Bei fünf Zellen wäre noch eine besondere Anordnung möglich, nämlich die Umgebung einer zentralen von vier peripheren. Aber bei normaler Embryogenese wird es solche fünf Zellen nicht geben, da ja das Vierzellen- in ein Achtzellenstadium übergeht. Hingegen finden sich unter den Radiolarien viele Skelettbildungen,

die von Dreyer in zutreffender Weise auf Verhärtungen von Blasenwänden zurückgeführt werden konnten (vgl. Vitalität, Tafel II, Fig. 12 bis 14). Auch hier stoßen überall je drei Kanten unter 120° igen Winkeln zusammen. Demselben Winkel begegnen wir wieder bei Spikulas von Schwämmen (z. B. Darwinella: Vitalität, Tafel II, Fig. 15) und Ankern von Seewalzen (z. B. Synapta: Vitalität, Tafel II, Fig. 17). Fügen wir immer mehr und mehr Blasen aneinander oder lassen wir einen Zellhaufen sich immer weiter und weiter teilen, so wird die Krümmung der einzelnen Gebilde immer mehr in den Hintergrund treten und einer fast allseitigen Abplattung aneinander Platz machen. Auch jetzt werden aber die Zellen oder Blasen mit Winkeln und Wände mit Winkeln von 120° bilden. Betrachten wir einen infolge geringer Krümmung von oben fast pflasterartig erscheinenden Zellverband, so hat das Zusammentreffen von je drei Wänden unter 120° zur Folge, daß die einzelne Zelle sechseckig erscheint. Diese sechseckigen Formen sind eine Folge des allseitigen Druckes, wie wir gesehen haben. Sie verschwinden sofort, wenn die Zellen aus dem Verbande gelöst werden. Thompson hat in seinem öfters zitierten Werke (S. 3) nicht nur die Entstehung verschiedener sechseckiger Formen in der lebenden und leblosen Natur auf den automatischen Vorgang der Gleichgewichtseinstellung durch den Oberflächenspannungsdruck erörtert, sondern auch besonders auf die Bienenwaben aufmerksam gemacht, deren Genauigkeit älteren Beobachtern als eine besondere Leistung der kleinen Baumeister erschienen war (S. 328 u. 779). Aus anorganischem Materiale lassen sich Zellaggregate sechseckiger Zellen nachahmen. So verwendete Bénard Wirbelströme aus in einem mit Graphit vermengten, erwärmten Paraffine (vgl. Vitalität, Tafel II, Fig. 11). Es ist zum Verständnis dieser Figuren noch hinzuzufügen, daß die sechseckige Abplattung den Flüssigkeitsinhalt der entstehenden Zellen weniger betrifft, als die sich abscheidenden festeren Grenzlamellen. Die Flüssigkeit pflegt an den Ecken Abrundung zu erzwingen, so daß die nebeneinanderstehenden Zellen als Zylinder betrachtet werden können. Für solche muß nach unserer früheren Formel der Radius der überdeckenden sphärischen Kuppe (R) gleich dem doppelten Radius (r) dieses Zylinders sein. In der Tat dürfte nach Zur Strassens Zeichnungen für Ascarisepithel dies zutreffen, vgl. Embryogenese, Tafel IV, Fig. 14, $R = 2r = 14$ (mm). Wichtiger sind aber Zur Strassen's am Ei derselben Art festgestellten Regeln für die Wanderung der Kerne und Kernkörperchen (Zentrosomen). Im Ei, das noch vor der Furchung steht, läßt sich durch das mehr peripher liegende Kern-

körperchen und den tiefer gelegenen Kern eine Achse legen. Bei der Zweiteilung rücken die jetzt in Zweizahl erscheinenden Zentrosomen aus der Einschnürungsebene immer mehr fort, bis sie wieder auf der kürzesten Verbindungslinie der neugebildeten Zellkerne mit der Eiperipherie zu liegen kommen. Es beschreibt also jedes Zentrosom einen rechten Winkel und beide zusammen kommen um 180° auseinander, so daß die beide Kerne verbindende Gerade auch die beiden Zentrosomen verbindet. Bei der folgenden Teilung der ersten beiden Furchungszellen rücken die Zentrosomen wieder in analoger Weise auseinander, sich symmetrisch zu den neuen Teilungsebenen und in die beide Teilkerne verbindende Gerade einstellend. Hiebei macht sich aber eine Verschiedenheit der beiden ersten Blastomeren geltend, indem die später Ektoderm liefernde sich quer teilt, die entodermliefernde jedoch senkrecht hiezu. Der Zusammenschluß der drei auf diese Art in einem Punkte zusammentreffenden Blastomeren gibt ein gutes Beispiel der 120°igen Winkel. Diese Konfiguration bleibt jedoch nicht bestehen. Das hammerförmige Vierzellenstadium (vgl. Embryogenese, Tafel IV, Fig. 8) geht durch Verschiebung der zweiten ektodermalen Zelle in eine zweifachsymmetrische Gestalt über, bei der nun jeweils drei Zellen unter 120° aneinandergrenzen (Fig. 10). Wieder wandern die Zentrosomen und stellen sich in die Verbindungslinie der Mitte der freien Zelloberfläche mit dem Kerne ein. Da diese Verbindungslinien für zwei benachbarte Zellen aufeinander senkrecht stehen, so müssen sich die ursprünglich um 180° auseinanderliegenden Zentrosomen um den halben Betrag des rechten Winkels = 45° bewegen, um die geforderte Stellung zu erreichen. Bei jeder Zellteilung wiederholen sich die Auseinanderrückung der Zentrosomen auf 180° und die nach vollzogener Teilung erfolgende Einstellung unter die Mitte der freien Zelloberfläche. Es wird auf die Krümmung des Zellverbandes ankommen, wie groß dieser zu beschreibende Bogen wird. Bezeichnen wir den Winkel, welchen die durch Mitte der freien Oberfläche und des Kernes benachbarter Zellen gezogenen Geraden einschließen mit x, so wird der Bogen für jedes Zentrosom einen Rechten weniger $\frac{x}{2}$ zu betragen haben (vgl. Fig. 12). Bei der fortwährenden Abnahme der Krümmung mit der weiteren Entwicklung des Embryos kommt es endlich zur Bildung von Epithel, bei dem die genannten Verbindungslinien einander parallel verlaufen, also den Winkel 0 bilden. Dann muß der Wanderungswinkel des Zentrosomes $90-0$ = rechter Winkel sein. Obzwar Zur Strassen selbst die von ihm so gründlich studierte Ascarisentwicklung im Sinne

von instinktähnlichen Handlungen der Blastomeren deutet, scheint es mir gerade sicher zu sein, daß die Gleiterscheinungen auf dem Vierzellenstadium auf der Labilität der Blasenordnung, bei der Aneinanderreihung ohne durchwegs 120⁰ Winkel beruht und die Zentrosomenwanderung automatisch aus den Druckverhältnissen folgt. Die bei der mitotischen Zellteilung auftretenden Strahlungsfiguren, welche von den Zentrosomen ausgehende Kraftlinien anzeigen, machen die gegen die Wirkung einheitlicher Oberflächenspannung auftretenden Kräfte augenfällig, obzwar über die Natur dieser noch nichts Endgültiges feststeht. Beim Erlöschen dieser Kraftwirkung, angezeigt durch das Verschwinden der Astern nach Vollzug der Kernteilung, wird die Oberflächenspannung in jeder Teilhälfte für sich gleichförmig wirken und aus Gleichgewichtsgründen muß dann solange eine Verschiebung suspendierter Körper, wie des Zentrosomes, erfolgen, bis Symmetrie hergestellt ist, dem der Bewegungsbogen $R - \frac{x}{2}$ Rechnung trägt. Daß tatsächlich Druckverhältnisse maßgebend sind, dafür sprechen auch die durch mechanischen Druck erreichbaren Abänderungen der Zellteilungsebenen, welcher entsprechende Zentrosomenverschiebungen zugrunde liegen (vgl. Embryogenese, Tafel IV, Fig. 16—18).

# 4. Oberfläche und Volumen: Grenzen für Größenzunahme.

Die Wiener Semmel, während des Weltkrieges leider in ihrer Vaterstadt ausgestorben, hatte sich durch ihre Güte die ganze Welt erobert. Sie unterscheidet sich von dem Weißbrote anderer Nationen vor allem in der viel geringeren Größe, so daß aus derselben Mehlmenge eine größere Anzahl Semmeln als Weißbrotlaibe gebacken werden. Auf diese Weise sind der Backhitze mehr Partien unmittelbar ausgesetzt als beim dicken Laibe und die „Kruste“ wird der „Schmole“ gegenüber bevorzugt und die Ausbackung dringt rascher ins Innere vor. Für einen chemischen Vorgang ist es also nicht gleichgültig, ob eine Masse ungeteilt der Umwelt ausgesetzt wird oder geteilt, ob das Volumen größer oder kleiner ist. Das kleinere Brot rundlicher Form oder allgemein gesprochen der Körper geringerer Größe, bietet für die Einwirkung günstigere Verhältnisse als der größere. Da die Oberfläche einer Kugel $= 4\,\pi\, r^3$ ist, wenn r den Halbmesser bedeutet, und das Volumen $= \frac{4}{3}\,\pi\, r^3$, so ist das Verhältnis von Volum zu Oberfläche $= \frac{4}{3}\,\pi\, r^3 : 4\,\pi\, r^2 = \frac{r}{3}$; das heißt das Volumen nimmt mit zunehmender Größe des Halbmessers gegenüber der Oberfläche immer mehr zu. Viele Tiere und insbesondere die tierischen Eier haben keine andere Möglichkeit den zum Leben notwendigen Sauerstoff aufzunehmen als durch die äußere Körperwandung. Es sind dies aber stets nur kleine Formen; das größte Tier ohne besondere Atmungsorgane ist wohl der Höhlenmolch Spelerpes fuscus, der bis zu einem Dezimeter lang wird. Alle größeren und selbst viele kleinere Tiere reichen mit der Hautatmungsfläche nicht aus und bilden innere Faltungen, welche zur Vergrößerung der sauerstoffresorbierenden Oberfläche dienen, so daß wieder ein auskömmliches Verhältnis zwischen dieser und dem Gesamtvolumen des Tieres hergestellt ist. Diesen Effekt des sich mit zunehmender Größe zu un-

gunsten der Oberfläche verschiebenden Verhältnisses zum Volumen finden wir in den zoologischen Lehrbüchern, z. B. Claus erwähnt. Doch zeigt schon ein Vergleich der Größe des lungenlosen Spelerpes mit ähnlichen Amphibien, die Lungen ausbilden, daß eine einfache Beziehung zwischen dem Verhältnis der Atmungsfläche und der Oberfläche oder dem Volumen der Tierarten nicht bestehen kann. Für jede Tierart ist die aufzunehmende Sauerstoffmenge erst zu ermitteln und danach wird sich erst ergeben, inwieferne die Vergrößerung der Atemfläche durch besondere Organe wirklich vom Oberflächen-Volumsverhältnisse gefordert worden ist. Das Blut nimmt bekanntlich von der atmenden Fläche, sei es nun Haut, Lunge oder Kieme den Sauerstoff auf und gibt die Kohlensäure auf gleichem Wege ab. Es ist anzunehmen, daß bei diesem Regenerationsprozesse des Blutes stets eine gewisse Menge von Blutkörperchen zugrunde geht, deren Neubeschaffung sich wieder entsprechend einem allgemeinen noch zu besprechenden Regenerationssatzes bei größerem Verluste schneller vollzieht. Dann müßte im größeren Tiere die im Verhältnisse zu seiner Größe zur Auswechslung gelangende Blutmenge geringer sein als beim kleinen ähnlicher Art, da hier die atmende Oberfläche relativ größer ist. Wird die Blutmenge verschieden großer Tiere ausgelassen und dem Volumen nach bestimmt, so zeigt sich entgegen älteren Angaben, daß dieses Blutvolumen (B) nicht dem Tiergewichte (W) proportional ist (Welcker 1864), sondern in geringerem Maße zunimmt. Nach Dreyers Versuchen (1910) sollte das Blutvolumen genau der Oberfläche des Tieres entsprechen, daher die Formel $B = \frac{W^{\frac{2}{3}}}{k}$ strenge gültig sein. Er gibt als solche Konstante für das Kaninchen 1·58, für das Meerschweinchen 3·30, für den Menschen 6·70 an. Leider sind aber die tatsächlich gemessenen Werte nicht angegeben, so daß sich nicht ersehen läßt, mit welcher Genauigkeit diese Formel realisiert wurde. Nach den späteren Angaben von Pütter (1913) nimmt die Blutmenge zwar langsamer als das Volumen, jedoch schneller als die Oberfläche des Tieres zu. Wird eine Länge des Tieres mit x, eine Oberfläche mit $x^2$ bezeichnet, so nimmt die Blutmenge nicht mit dieser, sondern mit der Funktion $x^2 \times \sqrt{x}$ oder $x^{\frac{5}{2}}$ zu. Diese Dimensionsformel ist natürlich eine rein empirische, deren Bedeutung nicht ohne weitere Untersuchungen einzusehen ist. Pütter gibt für Kaninchen, Ratte und Mensch Werte, die sehr gut mit der empirischen Formel übereinstimmen. Sie sind um so wertvoller, als von derselben Tierart verschiedene Altersstufen untersucht wurden, die Werte also streng vergleichbar sind. Doch darf nicht außeracht

gelassen werden, daß lediglich einige Säugetierarten verwertet worden sind. Aus den Daten läßt sich jedoch weiter schließen, daß wenigstens bei den untersuchten Arten der Querschnitt der Blutgefäße mit der zunehmenden Größe weniger zunimmt als die Oberfläche des Tieres, denn es kann nur der geringere Querschnitt für die zu geringe Blutmenge in Betracht kommen. Es ist weniger wahrscheinlich, daß die Blutgefäße, die doch alle peripheren Stellen versorgen müssen, verkürzt oder weniger verzweigt oder nicht prall gefüllt sein sollten.

Größere Tiere werden also ceteris paribus schlechter mit Blut versorgt als kleinere. Es ist möglich, daß hiemit eine Grenze gesetzt wird, über die hinaus die Größe des Tieres nicht gesteigert werden kann. Es sind aber auch noch viele andere Grenzen gezogen, die sich aus dem Verhältnis von Oberfläche zu Volumen ergeben. Soll nämlich bei sonst unveränderten Bedingungen das Volumen von Masse analogen Gewichtes ausgefüllt sein, so wird das Gewicht des Körpers in der dritten Potenz, der Querschnitt der Stützorgane aber im quadratischen Verhältnis zunehmen. Nun gewinnt ein Stab an Stärke nicht durch Verlängerung, sondern nur durch Vergrößerung des Querschnittes. Im quadratischen Verhältnisse zunehmende Knochen sind daher bald nicht mehr imstande das in kubischem Maße zunehmende Eigengewicht des Tieres zu tragen. Auf diese für die technischen Konstruktionen wichtigen Verhältnisse haben die Physiker und Biologen immer und immer wieder hingewiesen (Galilei, Lesage usf.; vgl. Thompson, 1917, S. 18; ferner Bergmann und Leuckart, 1852; Welcker und Brandt, 1903). Das tatsächliche Zutreffen dieser Überlegung ist schon im allgemeinen an der plumperen Form der Riesentiere zu erkennen, doch muß dabei wieder im Auge behalten werden, daß eigentlich nur bei ein und derselben Tierart der Vergleich zwingend ist. Wirkliche Messungen der Biegungs-, Zug- und Druckfestigkeit von Knochen sind von Adolf Schmidt (1915) ausgeführt worden, wobei sich herausstellt, daß die Natur mit einem sehr großen Sicherheitskoeffizienten arbeitet, so daß eine recht große Ausdehnung der Dimensionen heute lebender Tiere möglich wäre, ohne das Tiergerüste zum Zusammenbruche zu bringen. Bei zahmen Tieren ist der Koeffizient geringer als bei den entsprechenden wilden Arten, aber immer noch wenigstens 6. Das Angreifen der Kräfte bei der Belastung ist von Friedrich Wenger (1905) am Pferde, von O. Fischer (1906) am Menschen auseinandergesetzt worden. Es wären also wohl die Daten für wirkliche Berechnungen der „möglichen Größe“ von Tierformen gegeben, aber es sind mir keine derartigen Arbeiten bekannt. Rücksicht zu nehmen wäre dabei noch auf die Hohlheit der

Knochen, durch die eine Erhöhung der Bruchfestigkeit erzielt wird. Diese wahrscheinlich automatisch als funktionelle Anpassung eintretende Aushöhlung (Paolo Enriques, 1906, mit Formel) würde es dem Träger erlauben, die Maße der Knochen nach dem Erfordernis abzuändern und unter Verminderung des gesamten Tiergewichtes, von dem ja bei den Wirbeltieren das Knochengerüst einen bedeutenden Teil ausmacht, bei unveränderter Größe und gleichem Querschnitte günstigere Tragfähigkeit herzustellen. (Über Eier: vgl. Pütter, 1917). Bei Wassertieren kann die Beschränkung der Größe nicht auf mechanische Momente zurückgeführt werden, denn bei ihnen wird ja das Eigengewicht durch den Auftrieb der verdrängten Wassermenge wettgemacht. Tatsächlich finden sich die größten Ungeheuer im Meere sowohl unter den lebenden als fossilen Tierarten. Bei der Bewegung im Wasser tritt sogar für größere Tiere ein begünstigendes Moment auf, wenn ihre Energie der Körpermaße oder einem proportionalen Teil derselben, etwa den Muskeln, entsprechend wächst. Bei der durch die Bewegungsenergie des Tieres zu leistenden Verdrängung des Wassers kommt bloß die Reibung (R) in Betracht und diese muß der verdrängenden Oberfläche, nicht aber dem Volumen, proportional sein. Die Geschwindigkeit des größeren Wassertieres wird also bei Aufwand seiner ganzen Energie größer sein als die des kleineren. Wenn die Energie (E) einerseits der Tiermasse ($k.l^3$) entspricht, anderseits zur Beseitigung des Widerstandes ($R.l^2$) dient und der Widerstand wie stets mit dem Quadrate der Geschwindigkeit zunimmt ($Rl^2 = k'.v^2$), so erhalten wir die Gleichung $E = k.l^3 = R.l^2 = k'.v^2.l^2$ und aus der Gleichsetzung von $k.l^3$ mit $k'.v^2 l^2$ für $v = \sqrt{\frac{k.l^3}{k'.l^2}} = \sqrt{\frac{k}{k'}.l}$. Es ist dies Froude's Gesetz der Korrespondenz von Schnelligkeiten. In Worten ausgedrückt besagt es: bei Bewegungen in einem widerstrebenden Mittel nimmt unter sonst proportionalen Größenverhältnissen die Geschwindigkeit wie die Wurzel aus einer Längendimension zu (vgl. Thompson, S. 22). Ob tatsächlich diese Formel auf die Wassertiere angewendet zu richtigen Resultaten führt, weiß ich nicht, denn ich habe in der Literatur keine einschlägigen Beobachtungen gefunden. (Houssay, Coll. de Morph. III. war unzugänglich.) Übertragen wir die Froudesche Formel in ähnlicher Weise wie auf die das äußere Wasser verdrängende äußere Form der Wassertiere auf die die innere Körperflüssigkeit gegen den Reibungswiderstand der Gefäßwandung in Bewegung setzende Herzpumpe, so soll mit zunehmender Größe des Tieres ein Geschwindigkeitsvorteil erwachsen, der die Quadratwurzel einer linearen Dimension

beträgt; falls die Herzmasse der Gesamtmasse proportional ist, was z. B. für den Menschen nach Vierordts Tabellen (berechnet in Thompson, S. 89) vom vollendeten 1. bis 25. Jahre zutrifft. Donaldson (1912 S. 92) schreibt über das Herz der Ratte, daß es zu jenen Organen gehört, die, nachdem das erste sehr frühe Stadium des postfötalen Wachstums vorüber ist, fast vollkommen gleichförmig mit dem Körpergewicht wachsen. Einige Zahlen für Mäuse gibt Medigreceanu (1910); die Zahlen schwanken zwischen engen Grenzen ohne Gang. Auch für Kaninchen hat Ernst Müller (1919) diese Beziehung bestätigt, da er angibt, das Herzgewicht wachse für je 500 g um 1 g für Tiere von 1500 bis 5000 g Körpergewicht, wobei ersteren 3·64 g, letzteren 12·05 g Herzgewicht zukommt (Fehler kaum 1%). Dasselbe läßt sich aus Kellicotts (1908) Streukurven und Tabellen der Körper- und Herzgewichte des Hundshaies, Mustelus canis, von Geburt bis zu Riesengröße ersehen; die geringen Abweichungen fallen in frühe Entwicklungsstufen. Hesse (1921) findet jedoch bei erwachsenen Warmblütern gleicher Art abnehmendes Herzverhältnis.

Dürften wir eine mit der Länge ($\lambda$) des Tieres in der $\sqrt{\lambda}$ wachsende Umlaufsgeschwindigkeit des Blutes annehmen, so kämen wir zu einer befriedigenden Erklärung der Pütterschen Formel für die Blutmenge, bei der, wie wir sahen, gerade in diesem Verhältnis die Ungunst der zu klein werdenden Oberfläche vermindert wird. Es erscheine plausibel, daß bei rascherem Blutkreislaufe die mit Sauerstoff in der Zeiteinheit sich beladende Menge, mithin auch die Regenerationsgeschwindigkeit zunähme. Aber abgesehen davon, daß ein rascherer Blutkreislauf (der Blutdruck scheint allerdings bei großen Säugetierarten größer zu sein als bei kleinen, vgl. Pütter 1918, S. 374; dagegen sind die Pulszahlen bei kleinen größer, ebenda S. 37, 1. Tabelle!) bei Größenzunahme meines Wissens nicht festgestellt worden ist, haben die ganzen auf dem Froude'schen Gesetze basierten biologischen Ableitungen den Haken der unbewiesenen Annahme, es sei die Energieentwicklung einer Masse des Tieres proportional. Nun dürfte das für die momentane größte Energieentfaltung zutreffen, aber nicht für die Dauer. Für diese kommt nämlich die Frage der Energienachschaffung in Betracht und diese ist offenbar von der Atmungs- und Verdauungsarbeit abhängig, beides von resorbierenden Oberflächen abhängige Größen. Die Energieabgabe von verschieden großen Tieren ist auch tatsächlich in Kalorienwerten der den Körper verlassenden Wärme nach Rubners (1883, 1885, 1906) Versuchen nicht dem Volumen, sondern

der Oberfläche des Tieres proportional. Das galt sowohl für Säugetiere ein und derselben Art, z. B. Hunde verschiedener Größe, als auch für verschiedene Arten. Bei plötzlicher, starker Anstrengung wird aber vom größeren Tiere eine im Verhältnis $\sqrt{\lambda}$ zum kleineren Tiere bedeutendere Wärmeleistung möglich sein. Nur wenn stets mehr Reserven zur Verfügung stehen, als bei der Energieentfaltung aufgebraucht werden, wird das Froude'sche Gesetz anwendbar sein. Es müssen also unbedingt die einzelnen Fälle messend verfolgt werden, ehe wir die auffallenden Dimensionsverhältnisse als bedeutsam betrachten dürfen. Wenden wir uns von der Fortbewegung in tropfbarflüssigem Medium zur Fortbewegung im gasförmigen, so treffen wir auf kompliziertere Verhältnisse, da hier infolge des großen Unterschiedes zwischen Flugzeug und Luftdichte zunächst das Schweben durch eine anfängliche Bewegungsgeschwindigkeit ermöglicht werden muß. Um genügenden Luftwiderstand zu erzeugen, muß nämlich das fliegende Tier der unter ihm befindlichen Luft ein Bewegungsmoment erteilen, das sein Gewicht wettmacht, also der dritten Potenz einer Länge entspricht. Die bewegungerzeugende Fläche des Flugapparates wird aber mit zunehmender Größe bloß im quadratischen Verhältnisse zunehmen, braucht also größere Geschwindigkeit, um das Mindestmaß für die Erhaltung in der Luft zu erreichen. Da der Luftwiderstand ebenso wie der Wasserwiderstand mit dem Quadrate der Geschwindigkeit zunimmt, so hat das größere Tier nicht den ganzen Unterschied zwischen quadratischer und kubischer Dimension wettzumachen, sondern gewinnt nach Froudes Gesetz $\sqrt{\lambda}$ oder $\lambda^{\frac{1}{2}}$. Immerhin fehlen aber zur Ausgleichung des Verhältnisses $v : o = \lambda^3 : \lambda^2 = \lambda$ noch $\lambda^{\frac{1}{2}}$. Nehmen wir wieder an, die vom Flugtier aufbringbare Energie stehe im proportionalen Verhältnis zur Masse der Muskeln des Herzens oder des ganzen Körpers, so wird ceteris paribus bei Größenzunahme die verfügbare Energie in der dritten, die zur Erhaltung des Tieres in der Luft erforderliche Energiemenge in der drei und einhalbten Potenz zunehmen. Es kann also zu einer Grenze kommen, bei welcher diese erforliche Energiemenge die verfügbare übersteigt und ein Erhalten des Tieres in der Luft unmöglich wird. Seit längerer Zeit pflegte man anzunehmen, daß die Flugunfähigkeit großer Vögel etwas mit ihrer absoluten Größe zu tun habe, die sie für die Luft „zu schwer" macht. Aber erst die gründliche Durcharbeitung des Flugproblemes in der modernen Flugtechnik hat alle in Betracht kommenden Momente ans Licht gebracht. Es ist nun unschwer auszurechnen, welche Geschwindigkeit etwa der Strauß erreichen müßte, wollte er fliegen (vgl. hierüber Thompson, S. 25 ff.). Allein es fehlen

uns noch die reellen Daten über die von den Flugtieren produzierte Energie und ihre sonstigen beim Fluge verwendeten Einrichtungen, so daß wir nicht zu berechnen vermögen, ob wirklich bei den uns als flugunfähig bekannten Formen die Masse Ursache der Flugunfähigkeit sei. Eine direkte Korrelation zwischen Flugunfähigkeit und Körpergröße besteht bei den Vögeln nicht, man denke nur an den kleinen Kiwi, den Verwandten des Straußes und des noch größeren ausgestorbenen Moa. Hingegen zeigt ein Vergleich der Flügelbreitung bei großen und kleinen Flugtieren sonst ähnlicher Formung, daß erstere verhältnismäßig größere Tragflächen haben, also die Ungunst der zu groß werdenden Masse durch Vergrößerung der Oberfläche wettgemacht haben dürften.

Vergrößerung der Tragfläche und Vergrößerung der Energie sind die beiden Mittel, durch die der Mensch imstande war, sich selbst in die Luft zu erheben und die Flugmaschinen „schwerer als Luft" selbst zur Aufnahme mehrerer Personen auszubauen. Es gäbe aber noch Mittel, die es großen Körpern erlauben würden, in der Luft sich zu bewegen, ohne Tragfläche oder Energie unverhältnismäßig weiter zu entwickeln, wenn nämlich der Körper leichter oder die Luft dichter gemacht würde. Dann wird ein Teil der schwebenden Masse von den darunter befindlichen Luftschichten ohne erst eine Energie entfalten zu müssen, getragen werden und diese Entlastung käme der möglichen Größe zugute. Ballonartige Flugapparate leichter als Luft finden im Tierreiche keine Verwendung, wohl deshalb, weil sie ebensowenig wie jene der menschlichen Technik ein Ankämpfen gegen Luftströmungen erfolgreich sein lassen. Wenn nicht der Körper leichter, sondern die Atmosphäre schwerer gemacht würde, dann würde natürlich auch der Größe des Flugtieres eine weitere Grenze gezogen sein. Es scheint ein solches Experiment in großem Umfange während der Kohlenzeit und Jura von der Natur angestellt worden zu sein, indem damals eine kohlensäurereichere Atmosphäre die Erde einhüllte. Darauf führen wenigstens Arrhenius, Harlé und Thompson (S. 28) die enorme Größe der fossilen Flugsaurier zurück, welche alle Vögel unserer Tage an Spannweite weit übertreffen. So interessant alle diese Deduktionen sein mögen, so haben wir uns damit doch etwas weit von den messend ermittelten Tatsachen entfernt und es wird gut sein, um wieder festeren Boden unter unseren Füßen zu spüren, die tatsächlich gemessenen Verhältnisse zwischen Volumen und Oberfläche bei verschieden großen Exemplaren ein und derselben Tierart aufzusuchen. Bleiben wir bei den Vögeln, so hat Riboisière (1910) in Houssays Laboratorium viele Arten untersucht, indem er die von letzterem vorgeschlagene Methode direkter

Oberflächenbestimmung durch Abwägen eines aus Cerusin-Leinölgemisch (im Verhältnis 100 : 26) hergestellten gleichförmigen Hautanstriches verwendete (nach vorheriger Entfernung des Gefieders). Die Zahlen stimmen sehr gut mit jenen überein, die Maurel (1902, 1903) aus dem Gewichte einiger Arten unter Verwendung der von Ray-Pailhade aufgestellten Formel $O = 7{\cdot}35 \sqrt[3]{P^2}$ berechnet hatte. Der konstante Quotient 7·35, durch den sich diese Formel allein von der allgemeinen $O = \sqrt[3]{V^2}$ unter der Annahme einheitlichen spezifischen Gewichtes (= 1) unterscheidet, entstammt einem Vergleiche des Vogelkörpers mit einem Zylinder, dessen Höhe (H) seinem doppelten Umfange ($2 \pi R$) gleich gesetzt wird (also $H = 4 \pi R$). Dann ist der Zylindermantel $2 \pi R \times 4 \pi R = 8 \pi^2 R^2$ und jede seiner beiden begrenzenden Kreisflächen $\pi R^2$, also die ganze Oberfläche $8 \pi^2 R^2 + 2 \pi R^2 = \pi R^2 (8 \pi + 1)$. Das Volumen des Zylinders gleich der Kreisfläche $\pi R^2$ mal der Höhe $4 \pi R$ ist $4 \pi^2 R^2$, woraus sich $R = \sqrt[3]{4 \pi^2}$ berechnet. Setzen wir in der Formel für die Zylinderoberfläche diesen Wert für R ein, so erhalten wir $O = \pi (8 \pi + 1) . \frac{\sqrt[3]{P^2}}{\sqrt[3]{16 \pi^2}}$ und die Konstanten $\pi (8 \pi + 1)$ dividiert durch die zweite Konstante $\sqrt[3]{16 \pi^2}$ ergibt eben 7·35. Wie Riboisière richtig bemerkt, ist dieser ganze Vergleich und das Hinzufügen der Konstante 7·35 überflüssig, da sie bloß den absoluten, nicht aber den relativen Wert verändert. Es kann auch noch eingewendet werden, daß der Vogelkörper kein solcher Zylinder ist, daher auch für die absoluten Werte diese Zahl nichts leistet. Die einfache Formel $O = \sqrt[3]{P^2}$ haben denn auch bei ihren Berechnungen und Untersuchungen an Säugetieren Moleschott (1879), Friedenthal (1911), Pfaundler (1916) zugrunde gelegt. Beim Menschen hatten die direkten Oberflächenmessungen Meehs (1879) gute Übereinstimmung gezeigt selbst dann, wenn es sich um recht abweichende Proportionen der Personen handelte. Ich komme auf diese Kompensierung, wie es Meeh nannte, bei Besprechung des Längenwachstums noch zurück. Die Konstante, mit der die $\sqrt[3]{P^2}$ zu multiplizieren ist, um den absoluten Oberflächenwert für den Menschen zu bekommen, bestimmte Meeh mit 12·3. Für kaltblütige Tiere sind mir direkte Oberflächenbestimmungen

nicht bekannt. Berechnungen der absoluten Werte sind aber bei jenen Formen leicht, die annähernd einem Rotationskörper gleichen. Hier genügt die Messung der zwei verschiedenen Parameter, um die Oberfläche und das Volumen zu berechnen und falls die Proportionen der Parameter zueinander sich nicht geändert haben, muß ja ohne weiteres die Formel gültig sein. Solche Messungen und Oberflächen-Volumsvergleiche liegen an den zylindrischen Seewalzen, Holothuria floridana und atra (Edwards 1909; auch in Vitalität Taf. VI, Fig. 2 mit Kurve) und an dem ellipsoiden Infusor Frontonia leucas (Popoff und R. Hertwig, 1908; Vitalität Taf. III, Fig. 1) vor. Bei verschiedener Größenstufe bleibt diese Formel anwendbar und gibt Anlaß zur Erklärung der notwendigen Teilung der Zelle bei Erreichung einer gewissen Größe. Auf diese von R. Hertwig gezogenen Schlüsse komme ich im nächsten Kapitel zu sprechen.

# 5. Oberfläche und Volumen: Grenzen für Größenabnahme.

Im Volke war vielfach der Glaube verbreitet, die in der Erde sich vorfindenden riesigen Knochen seien Überreste der Riesen, welche der Sage nach in früheren Zeiten auf der Erde gelebt hätten. Wir haben gesehen, daß solche „überlebensgroße" Menschen kaum auf unserem Planeten die notwendigen physikalischen und chemischen Bedingungen zur Existenz gefunden hätten, wenn wir bloß die Volums- und Oberflächenverhältnisse in Betracht ziehen. Wie steht es nun mit dem Däumling oder noch kleineren Wesen in menschlicher Gestalt? Darf eine Möglichkeit solcher Wesen zugegeben werden? Kann eine bestimmte Organisation in beliebiger Kleinheit realisiert werden? Schon unsere Kenntnisse des chemischen Baues der Lebewesen, so unvollständig und wenig befriedigend sie noch sein mögen, setzen eine äußerste Grenze in der Molekulargröße, welche für Eiweißstoffe bedeutender ist als für anorganische Verbindungen. Man hat berechnet (Errera, Mc Kendric, vgl. Thompson, S. 42), daß die kleinsten Mikrokokken nicht mehr als 27.000 Eiweißmoleküle, vielleicht bis zu 1250 herab besitzen. Ist die letztere Berechnung richtig, so würde die Herabsetzung der Größe dieser Bakterien auf ein Tausendstel nicht mehr zwei Moleküle Eiweiß erlauben und daher kein Stoffwechsel möglich sein. Die allerkleinsten Wesen, Micromonas progrediens, haben 0·15 μ im Durchmesser; eine tausendfache Verkleinerung würde noch bei weniger großen Molekülen möglich sein, denn Ölhäutchen wurden bis zu 0·001 μ Dicke beobachtet (Rayleih und Devaux, vgl. Thompson, S. 43). Da Micromonas kugelförmig ist, so berechnet sich das Volumen aus dem Durchmesser (= 2 r) zu $\frac{4}{3}\pi r^3$ als 0·001.768 $\mu^3$; eine Kugel vom Durchmesser 0·001 μ (= 2 r) hätte bloß ein Volum von 0·000,000.052 $\mu^3$. Die tausendfache Volumsverkleinerung von Micromonas ergibt 0·000,001.768 $\mu^3$, würde also noch 30mal größer sein als das Ölkügelchen. Es liegt also die unterste Grenze für Lebewesen nicht bei der möglichen mechanischen

Zerteilung der Materie überhaupt, sondern viel enger infolge der Größe der Eiweißmoleküle. Wenn es sich nicht um einfachste kugelförmige oder wenigstens allseitig abgerundete Formen handelt, so muß sich noch eine Schwierigkeit für die Formbildung in der zunehmenden Stärke der Oberflächenspannung mit abnehmender Größe des Krümmungsradius geltend machen. Hingegen vermag ich nicht einzusehen, warum (nach Thompson, S. 43) „in einem Organismus von 0·1 μ im Durchmesser, oder selbst eher mehr, keine essentielle Verschiedenheit zwischen den inneren und oberflächlichen Lagen bestehen könnte". Vielmehr scheint mir gerade die Verstärkung der Oberflächenwirkung eine scharfe Sonderung einer Grenzschichte zu ermöglichen, denn alle nicht völlig mit der Grundsubstanz identischen Partikel werden an die Oberfläche getrieben werden (vgl. Rhumbler, Zeitschr. wiss. Zool. LXXXIII, 1, 1905). Alle diese Betrachtungen haben zunächst bloß den Wert von Hypothesen. Wir wollen uns nun wirklichen Verkleinerungen von Lebewesen zuwenden und zunächst die kleinsten Mengen lebender Substanz einer bestimmten Spezies zu ermitteln trachten, die noch alle Eigenschaften der betreffenden Art, auch die vollkommene Ausbildung der Form, zu garantieren imstande ist. Wir haben bereits erwähnt, daß bei den einzelligen Tieren stets ein Stück Plasma und Kernsubstanz belassen sein müssen. Aber es lassen sich kaum die Grenzen angeben, wie weit die Protozoen untergeteilt werden können, insoferne auf diese Bedingung geachtet wurde, ohne ihre Formbildungsfähigkeit zu verlieren (Literatur vgl. Regeneration S. 9). Je kleiner die Teilstücke, um so mehr macht sich die Abrundung derselben geltend, welche der Wirkung der Oberflächenspannung zuzuschreiben ist, und erst allmählich durch die Formbildung wieder überwunden wird. Für die Hydroidpolypen sind Minimalgrößen ermittelt worden: das kleinste regenerationsfähige Stück von Hydra viridis ist eine Kugel von $^1/_6$ mm Durchmesser (Peebles 1897, Lit. in Regeneration S. 19), also vom Volumen 0·155 mm³. Für die Planaria maculata suchte Morgan (1898; vergl. Regeneration S. 63) zu bestimmen, den wievielten Teil des ursprünglich zerteilten Strudelwurmes die kleinsten aus den Teilstücken ohne Nahrungsaufnahme gebildeten Ganztiere darstellten. Er schnitt die unter gleicher Vergrößerung gezeichneten Umrisse der Würmchen aus Pappendeckel aus und verglich wägend die relativen Massen. Der kleinste Wurm stellte den $\frac{1}{279}$. Teil der Planarie dar. Es ist klar, daß mit dieser Methode nicht das Volumen, sondern die Oberfläche verglichen worden ist, denn es ist nicht anzunehmen, daß die verschieden großen Planarien so wie der Pappendeckel uniforme Dicke gehabt haben.

Vielmehr wird ihre Dicke sich auch zu den Proportionen des ganzen Tieres umgebildet haben. Verhalten sich die Oberflächen wie (O : O′) 1 : 279, so müssen die Volumina (V : V′) sich wie die dritten Potenzen aus den Quadratwurzeln dieser Vergleichszahlen verhalten, also $V : V' = 1 : 279^{\frac{3}{2}} = 1 : 466$. Die Minimalgröße wäre also der 466. Teil de ganzen Planarie. Die Längen (L, L′) würden sich verhalten wie die dritten Wurzeln aus dem Volumen, also $L : L' = 1 : \sqrt[3]{466} = 7{\cdot}753$ und unter einem Durchschnittswerte von 10 mm für die Länge der Planarie erhalten wir die Länge der kleinsten Würmchen mit 1·29 mm. Für den Ringelwurm Lumbriculus hat Bonnet (1779, Lit. Regeneration S. 62) die regenerationsfähige Minimalgröße mit 1½ Linien = 3·4 mm angegeben. Alle diese durch Versuche ermittelten Minimalgrößen liegen noch weit über jenen, die auf molekulare Dimensionen Bezug hätten. Die Grenzen sind also offenbar physiologisch enger gezogen, als bloß durch die Größenverhältnisse der Moleküle. Das Problem wird bei den Mehrzelligen kompliziert durch die verschiedenen Fähigkeiten, welche verschiedenen Körperteilen zukommen, da, wie gelegentlich erwähnt, die Achsen der Metazoen meist nicht bloß morphologische sind, sondern auch in bezug auf die Erzeugungsfähigkeit der Formen physiologisch auseinanderweichen. Es ist daher nicht gleichgültig, welches Stück Plasma- und Kernsubstanz bei der künstlichen Zerteilung weiterbeobachtet wird. Es gibt jedoch ein Mittel, um vollständiger Formbildung fähige Teilstücke unter genauer Kenntnis des vorliegenden Teiles zu untersuchen, nämlich die Trennung der Blastomeren auf den ersten Furchungsstadien bei Führung der Teilungsebenen in solcher Weise, daß rechts und links von derselben Blastomeren mit gleichem Formbildungsvermögen zu liegen kommen. Da die tierischen Eier während der Furchung nicht ihr Volumen zu vergrößern pflegen, an Masse aber eher etwas durch Abgabe von Ausscheidungsprodukten abnehmen, so werden die bei den fortgesetzten Furchungen entstehenden Furchungskugeln immer kleiner und haben den sovielten Teil an Volumen des sich teilenden Eies, als die Anzahl Blastomeren angibt. Auf dem Zweizellenstadium hat also jede der Kugeln das halbe, auf dem Vierzellenstadium das Viertel, auf dem Achtzellenstadium das Achtel des Eivolumens und so fort. Die Eier selbst können einen viel kleineren Körper darstellen, als die noch regenerationsfähigen Stücke bei niederen Tieren, und noch kleiner sind die Spermatozoen; aber weder im einen noch im anderen Falle kann die entwickelte Form des Tieres ohne Hinzutreten neuer Massen, hier des Eies, dort der Nahrung,

zum Vorschein kommen. Die Beständigkeit der einfachen Zellenform bei den Keimzellen spricht schon dafür, daß bei dieser Größe eine Ausbildung der spezifischen Formen unmöglich ist. Es ist natürlich dabei zu beachten, daß die mit viel Dottermaterial beladenen Eier nicht als Ganzes zu betrachten sind, sondern bloß die Keimscheibe als lebendig anzusehen ist. Versuche, das Eimaterial künstlich zu verkleinern, sind aus diesem Grunde am besten an recht dotterarmen Eiern anzustellen, die einen ganz äqualen Furchungstypus besitzen. Solche Eier sind hauptsächlich bei Seewassertieren verbreitet und Versuche liegen an Tunicaten. Urochordaten und Echinodermen vor, ferner an den Süßwassertieren Molge und Ctenolabrus. Bei der Tunicate Phallusia isolierte Driesch (1898) die ersten zwei Blastomeren und zählte an den daraus gezogenen Halblarven die Chordazellen: die Anzahl dieser war im Durchschnitte 14·9—15·9 gegen 32·5—35·8 in normalen Ganzlarven. Bei Amphioxus hat Morgan (1896) Versuche mit der Isolierung von Blastomeren nicht bloß auf dem Zwei-, sondern auch auf dem Vierzellenstadium vorgenommen. Die Chordazellenanzahl war für die Larven aus einer Blastomere des Zweizellenstadiums $^4/_9$ derjenigen der ganzen Eier, aus einer des Vierzellenstadiums $^1/_4$. Bezeichnen wir den Bruchteil des Eies, aus dem der verkleinerte Embryo hergestellt wird, nach Driesch als „Keimwert", so können wir diesen durch einen Bruch ausdrücken, in dem der Nenner (n) die Anzahl der Blastomeren angibt, in welche das Ei bei Vornahme der Isolierung gefurcht war, der Zähler (m) hingegen die Anzahl der im Zusammenhange gebliebenen, weiterbeobachteten Blastomeren. Auf dem Zweizellenstadium ist nur der Keimwert $^1/_2$ möglich, auf dem Vierzellenstadium können einzelne Blastomeren mit dem Keimwert $^1/_4$, aber auch mehrere zusammen isoliert werden, die $^2/_4$ oder $^3/_4$ Keimwert besitzen. Dabei bedeutet $^2/_4$ nicht dasselbe wie $^1/_2$, weil im letzteren Falle auf dem Zwei-, im ersteren auf dem Vierzellenstadium isoliert worden ist. Das Resultat ist aber ein analoges: die Anzahl der Zellen (z) eines bestimmten Organes ist dem Keimwerte proportional, also $z = k \cdot \frac{m}{n}$, wobei k die normale Zellenzahl des betreffenden Körperteiles bedeutet. Für isolierte Blastomeren des Zweizellenstadiums ist die Formel $z = k \cdot ^1/_2$ noch realisiert gefunden worden an den Myotomen von Triton (Herlitzka, 1897), bei Ctenolabrus (Morgan; Driesch, 1898), Urdarmzellen des Seesternes Asterias (Driesch 1898), primärem Mesenchym des Seeigels Echinus und Sphaerechinus sowie den Darmzellen des letzteren (Driesch 1898). Die Keimwertformel $z = k \cdot ^1/_4$ ist außer am erwähnten Amphioxus

noch beim Seeigel Toxopneustes für Blastula-, Gastrula- und Archenteronzellen bestätigt worden (Morgan 1902). An denselben Zellgruppen des Sphaerechinus ist auch $z = k \cdot {}^1/_8$ nachgeprüft worden (Morgan 1896, 1903). In dieser ganzen Reihe der Keimwerte 1 : ½ : ¼ : $^1/_8$ wurden die Zellenzahlen 512 : 230 : 152 : 130 gezählt, z verhielt sich also wie

$$\frac{1}{2{\cdot}20} : \frac{1}{3{\cdot}37} : \frac{1}{3{\cdot}94}.$$

Die Formel ist also für den Keimwert $^1/_8$ nicht mehr gültig, da die Blastomeren des Achtzellenstadiums jene Zellenzahl herstellen, welche dem Keimwerte ¼ entsprächen. Aber auch der Keimwert ¼ liefert etwas zu viele Zellen, es ist also eine Korrektur an der Formel anzubringen, welche mit abnehmendem Keimwerte an Stelle der Konstanten k eine zunehmende Zahl setzt. Wir haben noch nicht genügende Daten, um diese Korrektur durchführen zu können. In physiologischer Beziehung kann diese Einholung einer Zellenzahl entweder auf der Vornahme eines Teilungsschrittes mehr in den stärker verkleinerten Eiern oder auf der Nacherzeugung von Blastomeren beruhen. In letzterem Falle müßte eine Materialaufnahme von außen erfolgen, im ersteren könnte bloß die Zellteilungsgeschwindigkeit vermehrt sein. Es tritt jedoch ein weiteres Problem auf, ob nämlich die Größe der Zellen mit abnehmendem Keimwerte im Laufe der Entwicklung sinkt oder ob die Verminderung der Anzahl von Zellen genügt, um den Materialverlust wettzumachen, so daß die Zellen selbst keine Verminderung an Größe erfahren. Die letztere Alternative wird übereinstimmend von allen Untersuchern angegeben und Driesch hat daraus das Gesetz der „fixen Zellgröße" abgeleitet. Danach wäre die Größe aller Zellen vom Keimwerte unabhängig und für dieselbe Zellart stets gleich, selbstredend unter gleichen äußeren Bedingungen und bei derselben Tierart. Innerhalb derselben Tierart läßt sich die „fixe Zellgröße" bei Zwergen und Riesen nachweisen. Die Schnecke Crepidula plana variiert innerhalb weiter Größengrenzen, so daß Exemplare gleichen Alters vom 25fachen Volumen anderer gefunden werden. Die mikroskopische Untersuchung der Epidermis-, Nieren-, Leber- und Darmzellen durch Conklin (1896, 1912) ergab Identität der Zellgröße bei allen diesen so sehr verschieden großen Exemplaren. Nach Levi (1905) sind bei verschieden großen Säugetierarten die Drüsen- und Epithelzellen doch von fixer Zellgröße. Es ist klar, daß das Gesetz der fixen Zellgröße bloß für Stadien gelten kann, die analoge Differenzierung besitzen. Während der Entwicklung von Tieren machen die Zellen ebenso wie die ganzen Tiere Veränderungen

durch, welche auch auf ihre Größe Bezug haben. Es ist ja ohne weiteres klar, daß die Blastomeren des Vierzellenstadiums bloß halb so groß sind als jene des Zweizellenstadiums. Wenn also nach Berezowski (1910, 1911) beim Wachstum der weißen Maus vom 10. Tage bis zum 5. Monate bei einer Größenzunahme von 4 bis 25 cm³ auch eine fortschreitende Vergrößerung der Zellen zu bemerken ist, so widerspricht dies ebensowenig dem Gesetze der fixen Zellgröße, als wenn Chambers (1908) durch Wärmeeinfluß kleinere Frösche erzwingt, deren Zellen kleiner sind als jene der kühler gehaltenen. Denn das Wachstum kann außer durch fortgesetzte Teilungen auch durch Vergrößerung der Zellen, namentlich Wasseraufnahme, erfolgen (z. B. bei Ascaris nach Goldschmidt, vgl. Hesse, 1910) und diese durch äußere Faktoren modifiziert werden. Warum ist aber unter sonst gleichen äußeren und inneren Verhältnissen die Zellgröße eine fixe? Wir erhalten die Aufklärung durch die Heranziehung der Kern- und Plasmaverhältnisse. Die Botaniker Sachs (1893), Amelung (1893), Straßburger (1893), Gerassimow (1902) u. a. haben an einer großen Reihe von Beispielen nachgewiesen, daß ein Kern bestimmter Größe nur eine gewisse Menge Plasmas um sich zu halten vermag. Aber erst die Messungen R. Hertwigs und seiner Schüler (Popoff, 1908) über das allmähliche Anwachsen eines Mißverhältnisses zwischen Plasma und Kern bei Einzelligen, das zu einer Teilung führt, hat gezeigt, wie wir uns die automatische Herstellung der fixen Zellgröße vorstellen können. Die Stoffwechselvorgänge erfolgen durch die Oberfläche der Zelle, welche vom Plasma ausgefüllt wird, das Anwachsen der Kernsubstanz hat jedoch nicht die gleichgünstigen Verhältnisse, da mit steigendem Volumen die Oberfläche relativ sinkt. Der im Innern der Zelle gelegene Kern erhält endlich nicht mehr die zum weiteren Wachstum notwendigen Zufuhren und diese Störung der ,,Kernplasmarelation" leitet Zerfallserscheinungen ein, die zur Teilung von Plasma und Kern führen. Wenn also die Kernmenge für die Teilungsvorgänge von Bedeutung ist, so müßte eine Veränderung derselben zu veränderter Zellgröße hinleiten. Durch experimentelle Eingriffe läßt sich die Kernmasse ein Eiern wesentlich verändern und durch Boveris Untersuchungen hat sich die Richtigkeit dieser Betrachtung ergeben. Die genau quantitative Abänderung der Kernmenge beruht auf der Ausscheidung der Hälfte sogenannter Chromosomen, stark färbbarer Kernbestandteile, bei der Reifung der tierischen Keimzellen. Jede Tierart hat in allen Körperzellen eine charakteristische Anzahl von solchen Chromosomen, aber die reife Geschlechtszelle bloß jeweils die halbe.

Normalerweise, bei dem Hinzutritte des reifen Spermatozoons zum reifen Ei wird durch die Vereinigung der Kerne mit halber Chromosomenzahl die ursprüngliche Chromosomenanzahl wieder hergestellt und damit die Zellgröße der sich entwickelnden Embryonen eindeutig bestimmt. Auf vier verschiedenen Wegen läßt sich die Kernsubstanz im Embryo vermindern: 1. Eiern werden die Kerne entfernt und die kernlosen Fragmente durch Sperma befruchtet. Die Zellen der sich solcherart „merogon (Delage)" entwickelnden Larven von Seeigeln sind kleiner als normale. Da hier aber auch Plasma des Eies entfiel, so ist diese Versuchsart nicht ganz befriedigend. 2. Ohne Sperma durch chemische oder mechanische Mittel hervorgerufene Parthenogenese führt zu Larven mit kleineren Zellen.[1]) 3. In abnormer „partieller Befruchtung", die namentlich bei nachträglicher Besamung parthenogenetisch entwickelter Eier auftreten kann, geht auf eine Blastomere der ganze Spermakern über. Hier sind dann nebeneinander an demselben Embryo die kleineren Zellen mit rein mütterlichem Kerne und die größeren mit Kernen beider Eltern vorhanden, was besonders deutlich den Einfluß der Kernmenge kundgibt. 4. Manchesmal kommt es bei geschwächten Eiern zum Eindringen von zwei Spermatozoen; in diesen Fällen kann der eine Spermakern ohne Vereinigung mit einem Eikern Zellen bilden und diese sind dann kleiner als die unter Vereinigung des Ei- mit dem anderen Spermakerne entstehenden. Eine Vermehrung der Chromosomenanzahl kann auf zweierlei Art herbeigeführt werden: I. Durch Unterdrückung der ersten Teilung des Seeigeleies, nachdem bereits die Chromosomen für diese bereit waren, wodurch das Ei von Anfang an mit doppeltem Chromosomenbestand sich entwickelt. Die Zellen werden größer als normal. II. Durch Verschmelzung von zwei Eiern, wie sie von Sala, zur Strassen u. a. (vgl. Embryogenese) bei Ascaris infolge Kälteeinwirkung beobachtet worden ist, wobei größere Zellen als normal herauskommen; hier ist aber auch das Plasma entsprechend mitvermehrt. Die einmal erzwungenen abnormen Chromosomenzahlen erhalten sich in allen Körperzellen weiter. Die einzelnen Chromosomen stellen nach jeder Teilung das typische Volumen wieder her. Messungen an Seeigeln ergaben, daß die Chromosomenanzahl (C) der Kernoberfläche ($O_k$), nicht dem Kernvolumen ($V_k$) proportional ist, $C = k \cdot O_k$.

[1]) Auf botanischem Gebiete ist die Herstellung von Riesenrassen bei Kryptogamen durch Züchtung aus Zellen auf nicht reduzierter Kernstäbchenanzahl gelungen: Farmer und Digby, 1907; El. u. Em. Marchal, 1907, 1909, Kroh, 1909, F. Wettstein, 1921; bei Phanerogamenrassen ließ sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen Kernmenge und Größe nicht erkennen: Tischler, 1906, Stomps, 1911. (Literatur vgl. botan. Referierblätter.)

Das Zellvolumen ($V_z$) war der Chromosomenzahl direkt proportional $C = k' . V_z$. Mithin ist die Kernoberfläche dem Zellvolumen proportional und das Verhältnis von Kernoberfläche zu Zellvolumen ein konstantes. $V_z : O_k = k : k'$. Bei Annahme von kugelförmiger Gestalt der Zelle wie des Zellkernes muß die Oberfläche des Kernes $O_k$ der Oberfläche der Zelle $O_z$ proportional sein, also $O_k = k'' . O_z$. Setzen wir in der angeschriebenen Gleichung an Stelle von $O_k$ nunmehr $k'' . O_z$ ein, so erhalten wir $V_z : k''O_z = k : k'$, mithin wäre $V_z : O_z = k . k'' : k'$ wieder eine Konstante. Nach unseren früheren Betrachtungen des Verhältnisses von Kugelvolum zu Kugeloberfläche ist aber $V : O = \frac{r}{3}$, es muß also auch der Spezialfall $V_z : O_z$ vom zunehmenden Kugelradius abhängig sein und die geforderte „Kernplasmarelation" kann nicht aufrecht erhalten bleiben, sondern wird erst wieder nach Zerfall der einen Kugel in zwei restituiert werden. Ebenso wie die Gleichteilbarkeit unseres Raumes ist auch das durch $\frac{r}{2}$ ausgedrückte Verhältnis zwischen Volumen und Oberfläche eine Folge der ebenen Beschaffenheit unseres Raumes. Nur für diesen gilt, daß bei proportionaler Vergrößerung das Volumen in der dritten, die Oberfläche aber bloß in der zweiten Potenz zunimmt, ebenso wie für die ebene Fläche die proportionale, quadratische Vergrößerung bloß mit einer entsprechenden Vergrößerung des Umfanges (U) verbunden ist. So ist für die ebene Kreisfläche $O = r^2 \pi$; $U = 2 r \pi$, mithin $O : U = \frac{r}{2}$. Mit zunehmendem Halbmesser verschiebt sich das Verhältnis zu ungunsten von U. Stellen wir uns jedoch eine stetig gekrümmte Fläche, z. B. von der Krümmung einer Kugeloberfläche vor, so braucht eine solche Beziehung nicht zu bestehen. Zwar nimmt auch hier die Fläche im quadratischen, der Umfang im linearen Verhältnisse von r zu oder ab, aber das Verhältnis bleibt nicht durch $\frac{r}{2}$ ausgedrückt. Dehnt sich im Beispiele der Kugelschale die Fläche aus, so erreicht der Umfang einen Maximalwert bei Erreichung des Äquators, nämlich $2 r \pi$, um dann bei weiterer Ausdehnung abzunehmen und bei Erreichung der Gesamtkugel $= 0$ zu werden. Übertragen wir aus der zweiten Dimension unsere Betrachtung wieder in die dritte, so müßten sich bei stetig gekrümmten Räumen (die freilich der vierten, wie die gekrümmten Flächen der dritten Dimension angehören) die Volums- und Oberflächenverhältnisse verschieden verhalten und es könnten die damit zusammenhängenden biologischen Erscheinungen anders verlaufen.

---

# 6. Länge und Masse.

Es wird erzählt, daß ein König einst den Gelehrten seines Reiches die Frage vorlegte, warum ein toter Fisch leichter sei als ein lebender. Nachdem viel Scharfsinn auf dieses Problem verschwendet und die weithergeholten Erklärungen gegeben waren, stellte es sich heraus, daß durch den Tod des Fisches überhaupt nichts an seinem Gewichte geändert wird. Die Moral von der Geschichte ist die, daß ohne vorherige Prüfung der Prämissen auch durch folgerichtige Schlüsse kein verwendbares Resultat herauszukommen braucht. Unsere ganzen Ableitungen aus dem Verhältnis von Oberfläche zu Volumen haben nur dann einen Sinn für biologische Fälle, wenn die stillschweigend von der leblosen Materie auf die Lebewesen übertragenen Voraussetzungen auch hier zutreffen. Vor allem muß geprüft werden, ob die Gleichsetzung von Volumen und Masse, die für verschieden große, eben nur durch die Größe sich unterscheidende anorganische Körper gilt, sich auch auf Lebewesen verschiedener Größe anwenden läßt. Würde der lebende Fisch ein anderes Gewicht haben als der tote, das Lebewesen also durch den Tod selbst seine Masse ändern, so müßte das unter Zufuhr nicht lebender Nahrungsmassen sich aufbauende Tier irgendwie die Gewichtsdifferenz während des Wachstums herstellen. Wäre aber ein solcher Vorgang möglich, so könnte man das Verhältnis von Volumen zu Masse so verschoben denken, daß beim größeren Tiere das Gewicht relativ geringer würde und nur im gleichen Verhältnisse zur Oberfläche stehen könnte wie beim kleineren. Es könnte dann vom größeren Tiere sein Knochengerüst ebenso leicht getragen werden wie vom kleineren und für die Aufnahme von Atemluft und Nahrungsflüssigkeit könnten gleich günstige Bedingungen aufrechterhalten werden. Nun, ein lebender Fisch ist aber tatsächlich ebenso schwer wie ein toter, das Leben an und für sich ist keine wägbare Materie. Es gäbe aber noch einen Ausweg für den Tierkörper, um ohne Formveränderung ein konstantes Verhältnis zwischen Masse und Oberfläche herzustellen. Die im Körper vorhandene Masse wird von uns verglichen mit einer gleich großen Menge Wassers,

dessen Volumseinheit ($1 cm^3$) wir nach dem metrischen Systeme als Gewichtseinheit (1 g) angenommen haben. Jedes von uns ermittelte Gewicht eines Tieres (P) stellt also das Produkt aus dem Volumen (V) und dem spezifischen Gewichte oder Dichte (D) der Tiermaterie dar, $P = V \times D$, oder was dasselbe ist, das Volumen wird ausgedrückt durch den Quotienten $V = P : D$. Nur wenn das spezifische Gewicht unverändert bleibt, wird die Masse dem Volumen proportional sein und nur für diesen Fall gelten alle unsere bisherigen Ausführungen. Würde das spezifische Gewicht mit zunehmender Tiergröße in entsprechender Weise abnehmen, so brauchten die aufgezählten, aus dem wachsenden Mißverhältnis zwischen Volumen und Oberfläche entspringenden Schwierigkeiten nicht einzutreten. Da das Volumen in der dritten Potenz der Länge zunimmt, $V = k . l^3$ und die Oberfläche in der zweiten, $O = k' . l^2$, so ist eine Konstanz zwischen Masse und Oberfläche dann hergestellt, wenn das Gewicht P auch bloß nach einem quadratischen Maße zunimmt. Die Änderung muß nach der Gleichung $P = V \times D$ sein $P = k . l^3 \times {}^1/_l$, denn dies gibt $k . l^2$. Das spezifische Gewicht müßte also im Verhältnis zur Länge des Tieres abnehmen, damit $O : P = k' . l^2 = k' . k$ eine Konstante wäre. Ehe wir uns daher weiter mit den interessanten Verhältnissen zwischen Massen- und Längenzunahme bei den Tieren beschäftigen, müssen wir die Vorfrage erledigen, ob das spezifische Gewicht bei verschieden großen Lebewesen identisch oder in der geforderten oder einer anderen Art und Weise veränderlich ist. Obzwar Bestimmungen des spezifischen Gewichtes an Tieren nicht allzu zahlreich gemacht worden sind, so reicht doch das Material zur Entscheidung der Vorfrage aus. Schon eine einfache Erwägung ohne besondere Messung zeigt zunächst, daß eine Abnahme des spezifischen Gewichtes in Proportion zur Längenzunahme des Tierkörpers nicht vorhanden sein kann. Einer Verdoppelung der Länge müßte schon ein Herabsinken des spezifischen Gewichtes auf die Hälfte entsprechen: wenn also der erwachsene Mensch wegen seines vom Wasser wenig verschiedenen spezifischen Gewichtes auf demselben eben zu flottieren vermag, so müßte das Kind von seiner halben Körperlänge eine Dichte 2 aufweisen und wie ein Stein untersinken. Bekanntlich ist aber die zum Schwimmen erforderliche Anstrengung bei Kindern verhältnismäßig nicht größer als im späteren Alter. Das spezifische Gewicht des gesamten Tierkörpers ist überhaupt nirgends stark von 1 verschieden und aus diesem ohne Rücksicht auf die Größenstufe der Tierart gültigen Satz geht auch die Unmöglichkeit einer bedeutenden Abhängigkeit der Dichte von der Länge hervor. Mit den Einzelligen beginnend finden wir die Angaben

Brandts (1897), daß eine Myxosphaera-Kolonie das gleiche spezifische Gewicht wie das umgebende Seewasser, = 1·028 hatte, die etwas leichtere Vakuolenflüssigkeit des Extrakapsularraumes der Radiolarien gibt er zwischen 1·025 und 1·027 an. Für Süßwasser-Infusorien gab Platt (1899) 1·017 an, Lyon (1905) für das Pantoffeltierchen Paramaecium. 1·042 bis 1·054, durch Schweben in Zuckerlösungen dieser Dichte bestimmt. Derselbe Forscher gibt (1907) für das Ei des Seeigels Arbacia 1·081—1·087, für den Pluteus desselben 1·055—1·066, für das Ei des Seesternes Asterias 1·066—1·071, des Sternwurmes Phascolosoma 1·085—1·091, des Ringelwurmes Chaetopterus 1·085 bis 1·088. Nach 18 Stunden Entwicklung nimmt die Dichte etwas ab, auf 1·070. Diese, übrigens geringfügige Abnahme kann mit unserem Probleme nicht in Beziehung gebracht werden, da ja keine wesentliche Volumzunahme während der ersten Entwicklung stattfindet. Die Abnahme beim Arbaciapluteus ist ebensowenig in diesem Sinne verwertbar, da die weitgehende Formänderung der Larve gegenüber dem Ei eine Proportionalität der Längen ausschließt. Das spezifische Gewicht von Kaulquappen ist nach Williams (1900) 1·022, von Fröschen 1·037, von Kröten 1·11. Zahlen über das spezifische Gewicht des Menschen hat Meeh (1879) mit 0·953 bis 1·053 angegeben (Vergleiche auch Donaldson 1909).

Die annähernde Konstanz des spezifischen Gewichtes bei den Tieren ist eine Folge ihrer stofflichen Zusammensetzung, da ja die meisten Bestandteile, Protoplasma und Körperflüssigkeiten keine von 1 stark abweichende Dichte haben. Mit dem zu- oder abnehmenden Wassergehalte der Gewebe kann es zu kleinen Verschiebungen kommen, aber diese sind nirgends bedeutend im Verhältnis zur Längendifferenz (vgl. Lit. Vitalität, 1913, S. 89). Wir brauchen daher bei unserem weiteren Vorgehen das spezifische Gewicht nicht mehr zu beachten. Um auf festem Boden weiterzuschreiten, müssen wir aber den Nachweis führen, daß eine solche proportionale Vergrößerung des Volumens, an Stelle dessen wir auch das Gewicht messen können, im Verlaufe der Größenzunahme von Tieren wirklich vorkommt, welche bei Heranziehung einer beliebigen Länge (l), die wir an dem wachsenden oder verschieden großen Tieren messen, dem Kubus desselben proportional ist, also der einfachen Beziehung $V = k \cdot l^3$ folgt. Überlegen wir uns zunächst, wann wir vernünftigerweise eine solche Beziehung zu erwarten haben. Offenbar nicht bei den durch ganz verschiedene Form schon auf den ersten Blick kenntliche Stadien in der Entwicklung, z. B. bei den vor und nach einer Metamorphose liegenden Größenstufen. Nur dort, wo

höchstens untergeordnete Teile in Differenzierung begriffen, die sonstige Größenzunahme aber hauptsächlich auf der Größenzunahme der schon ausgebildeten Formen beruht, auf eigentlichem Wachstum, nicht auf Differenzierung, wird sich die Formel ohne weitere Modifikation anwenden lassen. Beim ellipsoidischen Infusor Frontonia leucas läßt sich durch Multiplikation von drei aufeinander senkrecht stehenden Parametern (oder den doppelt so großen Durchmessern) ein Vergleichsvolum berechnen, wobei die wirkliche Ausrechnung der absoluten Größen unterbleiben kann, da es uns nur um Verhältniswerte zu tun ist. Nach den von Popoff (1908) gelieferten Daten aus Mikrometermessungen verschieden großer Exemplare stimmen die beobachteten Längen des größten Durchmessers für die einzelnen Größenklassen mit denen aus der Formel $l = k . \sqrt[3]{V}$ überein, ausgenommen in solchen Fällen, wo bloß ein Individuum derselben Größenklasse untersucht werden konnte, die Aufstellung also nur auf vereinzelte Werte basiert war. Das ebenfalls in bezug auf das Produkt dreier Lineargrößen von Popoff untersuchte Muscheltierchen, Stylonichia mytilus, zeigte bei abnehmender Temperatur eine stets steigende Körpergröße. Trotzdem stimmten die aus dem Volumen berechneten mit den durch Messung der größten Länge direkt beobachteten Werten fast völlig überein; freilich war eine große Menge Exemplare verwendet worden, nämlich 46 bei 10°, 40 bei 17—19°, 108 bei 25° C. Der Fehler in der Übereinstimmung ist bei 10° verschwindend, bei 17—19° etwa 1%, bei 25° auch nur 2%.

An der zu den Lamellibranchiern gehörigen Molluske Dosinia discus sind von W. J. Crozier (1914) Messungen der Schalenlänge (L), der Schalenbreite (D) und der Schalentiefe (W) ausgeführt worden. Er glaubte die empirische Formel gefunden zu haben, nach der die Summe aus Tiefe und Breite dividiert durch Länge eine Konstante wäre. Für diese $K = \frac{W + D}{L}$ berechnet er für die Größenklassen von 2 bis 7 cm größter Länge 1·24 bis 1·28 Der Fehler geht also bis zu 4%. Nicht größer ist aber im allgemeinen der Fehler zwischen beobachteten und berechneten Werten, wenn wir unsere Formel für proportionale Vergrößerung $L \times W \times D = V = k . L^3$ gebrauchen, also $L = \sqrt[3]{\frac{V}{k}}$ oder $\frac{1}{k^3} . \sqrt[3]{V}$ berechnen. Mit Ausnahme der zwei geringsten, also am wenigsten genau meßbaren Größengruppen sind sogar nach meiner Berechnung

die Fehler noch viel geringer als nach Croziers Berechnungsart, die gerade bei der bedeutendsten Größen Differenzen aufweist. Unsere Interpretation gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß nach Crozier und Hechts (1912) eigenen Angaben Tiefe, Breite und Länge des Muscheltieres selbst der Totallänge desselben proportional sind, die ganze Form also ähnlich bleibt. Instruktiv sind die von A. C. Dimon (1903) durchgeführten Untersuchungen an verschiedenen Rassen der Schneckengattung Nassa. Während nur durch Größe sich unterscheidende Lokalrassen von N. obsoleta unserer Formel sehr genau folgen, treten deutliche Abweichungen auf, sobald sonst unterschiedene Rassen mit herangezogen werden. Noch stärker wird die Abweichung bei zwei Rassen von N. trivittata. Wir können hieraus erkennen, daß die Übereinstimmung innerhalb derselben Rasse keine zufällige, der Fehler genügend gering ist. Die von Dimon gemessenen Dimensionen waren Länge der Schneckenschale, Weite der Öffnung und Dicke der größten (letzten) Windung. Aus der dritten Wurzel des Produktes derselben habe ich wieder wie oben die Konstante berechnet und zur Vergleichung mit den gemessenen Längen benutzt. Es ist dabei ein Berechnungsumweg gemacht worden, denn anstatt erst das Produkt $L \times D \times W$ zu bilden und $L^3$ proportional zu setzen, hätte ich durch L beiderseits kürzen und $O \times W = k'.L^2$ setzen können. Diese Kürzung habe ich nicht vorgenommen, damit der Weg analog jenem bleibt, den wir nun bei solchen Tieren einschlagen müssen, für die nicht die Feststellung des Volumens, sondern des Gewichtes neben einer Länge erfolgt ist. Die niedersten Tiere, für welche solche Vergleiche zwischen Masse und Länge vorliegen, sind die Krebse. In Paris sind 1865 von Soubeiran, einem der ersten, der auf die Bedeutung genauer Verfolgung der Wachstumsvorgänge am lebenden Objekte hinwies und dafür Einrichtungen schuf, am Flußkrebse, Potamobius (= Astacus) fluviatilis Jahre hindurch angestellte Gewichts- und Längenmessungen der Totallänge publiziert worden. Vom 1. bis 5. Lebensjahre stimmen beobachtete und die nach unserer Formel berechneten Werte sehr gut überein. Die Größenklasse unter 1 Jahr, die übrigens Durchschnitte aus mehreren Häutungsstufen umfaßt, ist in wenig guter Übereinstimmung; bei der geringen Masse, 0·5 g ist Soubeirans bloß auf halbe Gramme genaue Wägung offenbar unzulänglich. Zwei über 5 Jahre alte, aber nicht selbst aufgezogene Größenklassen geben wahrscheinlich deshalb kein sehr gutes Ergebnis, weil die Ernährung in der Gefangenschaft keine so günstige ist wie im Freien, daher das Gewicht ungünstig beeinflußt. Die aus den gefangenen Krebsen berechnete

Konstante ist auf einem für die natürliche Länge zu geringem Gewichte ermittelt, die berechneten Längen werden daher für die im Freien gefangenen älteren Krebse zu groß sein und diese Fehlerrichtung ist tatsächlich eingetreten. Dreißig Jahre nach Soubeiran hat F. H. Herrick (1895) am amerikanischen Hummer, Homarus americanus, eine große Menge von Wägungen und Messungen durchgeführt. Unsere Formel liefert meist gute Werte; wo dies nicht der Fall ist, z. B. bei dem kleinsten Gewichte, dürfte die Längenmessung zu wenig genau sein. Die Reihe erstreckt sich von 168 g bis 7838 g und enthält die Geschlechter getrennt, so daß für jedes derselben der Satz für sich bestätigt werden kann. Von Insekten liegen meine in Gemeinschaft mit F. Megušar begonnenen Mantidenversuche vor. Die scharf definierte Länge des Halsschildes wurde die ganze Lebensgeschichte der ägyptischen Gottesanbeterin, Sphodromantis (= Hierodula) biocolata, hindurch gemessen und das Gewicht jeweils nach eingetretener Häutung bestimmt, zu welcher Zeit bekanntlich alle Exkremente entleert worden sind und das Nettogewicht des Tieres sich genau bestimmen läßt. Unsere Formel liefert die beobachteten Werte mit genügender Genauigkeit. Ich komme auf den Fall, der Ausgangspunkt für die Betrachtungen des nächsten Kapitels war, in diesem noch zurück. Recht gut lassen sich auch die von Luciani und Lo Monaco (1899) publizierten Gewichte der Seidenspinnerraupe, Bombyx mori, und die Längen nach Bolle für unseren Zweck verwenden.

Mehrere Arbeiten liefern uns nach unserer Formel ausgewertet die erwartete Beziehung zwischen Gewicht und Körperlänge bei Fischen. Da ist zunächst die gründliche Bearbeitung des Hundshaies, Mustelus canis, durch Kellicott (1908) zu nennen, die bis zum fünften Lebensjahre dieses Selachiers durchgeführt, gute Übereinstimmung gibt mit Ausnahme der letzten Größenklasse, die nur durch ein einzelnes Exemplar repräsentiert wird, daher keinen Anspruch auf große Genauigkeit erheben kann. In einer über Regeneration des kleinen Knochenfisches Fundulus heteroclitus handelnden Untersuchung von G. G. Scott fand ich ebenfalls verwendbare Angaben. Zu ähnlichem Zwecke unter meiner Leitung ausgeführte, bisher noch unveröffentlichte Versuche von Dunin-Wąsowicz hatten für Umbra crameri und Phoxinus laevis dasselbe Ergebnis. Bei der Scholle, Solea platessa, weist die Reihenfolge der Quotienten $V/L^3$ insoferne keine Konstanz, sondern einen kleinen „Gang" auf, als bis zur Länge von 30 cm ein Anstieg, dann ein Abstieg des Quotienten, übrigens nur zwischen 94 und 101, statt hat (Departm. of Agrig. a. Fisheries Plaice-Report 1908). Dieser „Gang" hängt deutlich

mit der Entwicklung der Geschlechtsprodukte zusammen. (vgl. Thompson, S. 98). Aus unserer Anstalt sind ferner von Sergius Morgulis am Wassermolche Triton cristatus (1912) Angaben gelegentlich von Hungerversuchen publiziert worden, die für die geforderte Beziehung sich auswerten lassen. Die schwanzlosen Lurche liefern auch ganz analoge Verhältnisse, sobald wir die rasch ihre Form verändernden Quappenstadien außer acht lassen. Gleiche Resultate verdanken wir Schaper und Fischer-Sigwart für Rana temporaria (= fusca), H. H. Donaldson (1901 On the Regular Seasonal changes) für den amerikanischen R. pipiens und den europäischen R. esculenta neben R. temporaria (1910). Die von Donaldson und Hatai (1911) als empirische Kurve aufgestellte Formel $\frac{y}{10} = 158 \log (x + 6{\cdot}5) - 63$, wobei y Länge in cm, x Gewicht in g bedeutet, mag für einen oder den anderen Kurvenpunkt eine bessere Annäherung gewähren als unsere einfache Formel $y \doteq k.\sqrt[3]{x}$, aber es kann ihr keine Bedeutung oder allgemeine Gültigkeit beigemessen werden, denn die Leistung unserer einfachen Formel, deren Sinn wir einzusehen vermögen, ist praktisch eine vollkommen befriedigende. Während unsere Formel ohne jede Veränderung auch auf die von Donaldson (1911, a comparison of the Norway rat) genau untersuchte Wanderratte, Mus decumanus (= Epimys norvegicus) sich anwenden läßt, geben Donaldson und Hatai hier die empirische Formel $\frac{y}{10} = 159 \log (x + 18) - 165$, die keiner Einsicht fähig ist. Nur in den allerersten, also kleinsten und wenigst genau meßbaren Klassen, da die Ratten noch wesentliche Formveränderungen durchmachen schmiegt sich die kompliziertere Formel besser der Kurve an, später leistet die einfachere oftmals mehr als jene, jedenfalls nicht weniger. Als Länge ist bei der Ratte die Gesamtlänge ausschließlich des Schwanzes gemessen worden. Beim Rinde, Bos taurus, hatte Cornevin (1892) Rumpflänge, also Körper ausschließlich Kopfes und Schwanzes, sowie Gewicht für alle Größenstufen vom neugeborenen Kalbe bis zur erwachsenen Kuh zusammengestellt. Meine Berechnung (auch in Thompson, S. 98, sind diese Daten verwendet) hat recht gutes Passen der voraussichtlichen Relation ergeben. Es muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß nicht für jede gemessene Länge dasselbe gelten könnte, denn die zuerst am Kalbe sehr langen Beine sind später verhältnismäßig kurz. Für die Schulterhöhe gilt also unsere Beziehung nicht und das Zutreffen bei der Rumpf-

länge setzt eine Kompensation für andere Dimensionen voraus. Wir werden solche Kompensationen noch mehrfach kennen lernen. So gleich beim Menschen, Homo sapiens, für den nach Quetelet (1870, dem Vater der Biometrie, kein konstantes Verhältnis zwischen Gewicht und Länge zu bestehen schien. Es kam dies nur aus der Einbeziehung des Beines in die Höhe des Menschen. Wird bloß die Sitzhöhe gemessen, so berechnet sich aus den für Männer und Frauen von G. Montgomery West (1894) und anderen (Fehling, Stratz 1908) gegebenen Sitzhöhen und Gewichten Gültigkeit unserer Formel. Zu dieser selben Ansicht ist auch der Wiener Professor für Kinderheilkunde Cl. Pirquet (1917) gekommen, welcher für die Relation dritte Wurzel aus dem Gewicht dividiert durch die Sitzhöhe, den kurzen Ausdruck Gi-li-du-Si geprägt hat. Zweifellos war auch Hutchinson (1849) nur durch Einbeziehung der Beinlänge zur empirischen Ermittlung einer Gewichtszunahme des Menschen in der 2·5 fachen Potenz statt der von ihm selbst nach dem Volumsatze erwarteten dritten Potenz gelangt, sofern seine sehr wenigen und wenig in der Größe verschiedenen Objekte überhaupt eine genügende Genauigkeit hätten ergeben können. Da die oft kurzwegs als „Größe" oder besser als „Statur" des Menschen bezeichnete Körper- plus Beinlänge kein richtiges Wachstumsmaß abgeben kann, so sind Daffners (1902), Wo. Ostwalds (1908), Enriques (1909) und Thompsons (1918) Bemerkungen über das Längenwachstum des Menschen nicht verwendbar. Das Endergebnis unserer Wanderung durch das ganze Tierreich ist also eine erfreuliche Bestätigung des Satzes, daß bei verschiedener Größe die Länge sich wie die dritte Wurzel aus dem Volumen oder Gewichte verhält.

# 7. Formprogression bei Einzelligen.

Wenn Tiere gleicher Art, aber verschiedener Größe wirklich als geometrisch ähnliche Gebilde sich darstellen, bei denen die Länge gleich ist der dritten Wurzel aus dem Volumen, so müssen wir nun untersuchen, wie im Verlaufe des Wachstums der einzelnen Exemplare die Wahrung dieser Relation zustande kommt. Wachsen doch die Lebewesen nicht als kontinuierliche Stoffmengen, sondern aus der fortgesetzten Teilung von Zellen, die wieder auf ihr ursprüngliches Maß heranwachsen. Wir haben keinen Grund zur Annahme, daß dies früher anders gewesen sei und die allen Ernstes von Emil König (1905, Das Leben, sein Ursprung und seine Entwicklung auf der Erde, Berlin, F. Wunder) vertretene Ansicht, der Elefant sei früher eine ununterbrochene Masse gleicher Größe gewesen, wie jetzt das ihn aufbauende Zellmaterial, vermag uns nur ein Lächeln zu entlocken. Man bedenke das ungeheure Mißverhältnis der resorbierenden Fläche in diesem einzelligen Elefanten zu seiner Masse! Auch die einfachsten uns bekannten Lebewesen vermehren ihre Massen nicht durch ungeteiltes Anwachsen, sondern nehmen bei Erreichung spezifischer Größen Teilungen vor. Als Beispiel wähle ich die Wurzelbakterie, Bacillus ramosus, weil diese Form von H. M. Ward (1895) in einer experimentell-quantitativen Arbeit über die Bakteriologie der Themse in vorzüglicher Weise dargestellt worden ist. Diesem Vorteile gegenüber brauche ich wohl nicht darauf Rücksicht zu nehmen, daß diese Protisten in der Regel zu den Pflanzen gestellt werden, daher streng genommen nicht in den Rahmen meiner Zusammenstellung fallen sollten. Der Wurzelbazillus bildet wurzelartig verfilzte Massen, woher seine deutsche Bezeichnung kommt. Von Zeit zu Zeit bildet er Sporen, die ausfallen. Diese Keime sind ellipsoidisch, die längere Achse 1·75 bis 2 μ, die kürzere 1·5 μ lang. Nach Aufquellung auf eine Länge von 2·5 und Breite von 2 μ treibt ein abgerundetes, zylindrisches Stäbchen aus, das 1·75 μ im Durchmesser hat. Ohne seine Breite zu ändern, wächst es in der Richtung der ursprünglich schon an der Spore längeren Achse weiter, bis

es die vier- bis fünffache Länge der gequollenen Spore erreicht hat. Dann tritt eine Querwand auf, die das Stäbchen annähernd in zwei gleiche Hälften teilt. Manchesmal wurde allerdings von Ward beobachtet, daß die der anhaftenden Sporenhaut nähere Zelle kürzer ausfiel als die distalere mit freiem Ende. Beide noch miteinander im Zusammenhange befindlichen Zellen wachsen nun weiter und bis jede die Länge der ersten Zelle zur Zeit ihrer ersten Teilung erreicht hat, tritt eine zweite Teilung auf, und zwar in jeder der Teilzellen, jedoch manchesmal in der distaleren etwas früher ein als in der proximalen, mit der alten Sporenhaut noch im Konnexe befindlichen. Dieser Vorgang wiederholt sich nun in analoger Weise, so daß ein langer Faden gleich großer aneinanderhängender Stäbchen entsteht, ohne daß der Durchmesser eine Veränderung erführe. Beim Wurzelbazillus nimmt also an der Verdopplung des Volumens nur die Länge teil. Mit welcher Genauigkeit möge aus der Anführung einer Beobachtung Wards (S. 300) erhellen: Ein Faden hatte um 11 Uhr 17 Minuten eine Länge von 29·12 μ, als eine Teilung eintrat, die etwa synchron in den Stäbchen erfolgte; um 12 Uhr 47 Minuten kam es zum nächsten Teilungsschub bei einer Gesamtlänge von 59·86 μ. Der Längenquotient zwischen zweiter und erster Teilung betrug also 59·86 : 29·12 = 2·055. Hier ist das Volumen nicht der dritten Potenz der Länge, sondern der ersten proportional und die Oberfläche ist nicht der zweiten, sondern ebenfalls der ersten proportional, sobald wir die Querwände auch als Grenzflächen betrachten. Nun kann es an jeder Querwand zur Zerreißung in einzelne Stäbchen kommen, so daß diese Anschauung berechtigt ist. So würde das Verhältnis von Volumen zu Oberfläche konstant sein, nämlich gleich der Länge mal einer Konstanten. Hier läßt sich die Kernplasma„spannung“ dann schwer als Ursache der Teilung geltend machen, besonders auch, da es abgegrenzte Kerne bei den Bakterien nicht gibt. Wohl aber könnte das Auftreten der Querwände in dem Durchreißen der flüssigen Plasmasäule, welche die Stäbchen enthalten, seine Begründung finden. Nach Plateau reißt ein Flüssigkeitszylinder im theoretischen Falle nicht zäher Flüssigkeit, wenn seine Länge die dreifache des Durchmessers erreicht, praktisch jedoch wegen der Viskosität erst bei einer vier- bis sechsfachen Länge. Nehmen wir nach Wards Untersuchungen die ursprüngliche Länge der die Sporenhaut sprengenden Bazille mit 2 μ an, so erfolgt nach seinen Angaben die erste Teilung bei 4 bis 5 mal dieser Länge, also 8 bis 10 μ, und da der Durchmesser 1·75 bleibt, so erfolgt die Zerreißung des Plasmazylinders bei 8 : 1·75 = 4·56 oder 10 : 1·75 = 5·72 mal der ursprünglichen Länge, also wie bei Flüssigkeits-

zylindern bei 4 bis 6 facher Länge der größten Dimension gegenüber dem Durchmesser des Zylinders. Der Bruch der äußeren, spröden Umkleidung des Plasmas erfolgt jedoch noch nicht bei dieser Länge, sondern nach Ward's (S. 292) Angabe oft bei 81 μ. Aus mechanischen Gründen ist daher eine Trennung der gebildeten Zellen gleich nach der ersten Zweiteilung nicht erforderlich. Gehen wir vom Bazillus zum tierischen Protisten weiter, so finden wir sehr gut verwertbare Messungen über die Größenverhältnisse bei den Teilungen in den Arbeiten H. S. Jennings über Paramaecium, das Pantoffeltierchen. Der sohlenförmige Umriß, dem diese Infusorien ihren deutschen Namen verdanken, gestattet eine gute Feststellung der größten Länge, während es etwas weniger leicht ist, für die Breite eine analoge Bestimmung auf den verschiedenen Teilungsstadien vorzunehmen. Die sehr geringe Tiefe des Tierchens verhindert wohl die Messung dieser dritten Dimension. Es gibt mehrere Rassen des Pantoffeltierchens, die sich durch absolute Größe und das Längen-Breitenverhältnis unterscheiden. Letzteres nimmt bei wachsender Länge zu ungunsten der Breite ab, so daß also die größeren Rassen schlanker sind (1910, S. 513, Tab. 2). Das Verhältnis Länge zu Breite bewegt sich zwischen 3 und 4, während die mittlere Länge der verschiedenen Rassen sich etwas mehr als verdoppelt hat (von 75·60 μ in der kleinsten „Aurelia-Rasse i" bis 144·13 μ in der größten „Caudatum-Rasse $L_2$"). Extreme Exemplare der Rassen unter geänderten äußeren Bedingungen können jedoch noch viel mehr differieren (vergl. 1908, II, S. 496, Fig. 7). Die Breiten sind an und für sich variabler als die Längen und besonders bei guter Ernährung tritt eine verhältnismäßig stärkere Zunahme der Breite als der Länge auf, die gutgenährten Pantoffeltierchen werden dickbäuchig (S. 477). Eine Veränderung der Formenverhältnisse tritt aber auch bei unveränderten Kulturbedingungen innerhalb derselben Rasse auf, je nachdem, auf welchem Stadium das Pantoffeltierchen betrachtet wird. Kurze Zeit vor beginnender Teilung, die sich durch das Auftreten einer queren Einschnürung des Leibes zu erkennen gibt, nimmt das Infusor an absoluter Länge ab und dabei an Breite zu, es wird also kürzer und dicker. Stellt man an den Paramaecien zu Beginn der Einschnürung die Länge jedes Teilstückes fest und verfolgt von Altersstufe zu Altersstufe die Längen- und Breitenzunahme, so zeigt es sich, daß die Längen bis zur genannten Zeit einer absoluten Verkürzung kontinuierlich zunehmen, hingegen die Breiten annähernd konstant bleiben. Es wechseln miteinander etwas größere und etwas kleinere Werte und die kleinsten liegen gerade in der Mitte zwischen zwei Teilungen. Ebenso wie aus

den Versuchen mit geänderter Ernährung ergibt sich hieraus wieder, daß die Breite für das spezifische Formwachstum des Pantoffeltierchens weniger von Bedeutung ist als die Länge. Diese ist von dem Ausgangspunkte bei beginnender Einschnürung bis zum analogen Stadium für die nächste Teilung an jedem Teilpartner auf mehr als die doppelte Länge der sich trennenden Partner herangewachsen. Nun tritt die erwähnte Verkürzung ein und beide Partner haben wieder dieselbe Länge wie die früheren. Denkt man sich dieselben im Zusammenhang bleibend, was abnormerweise vorkommen kann (Jennings, 1908, I), so ist ein Körper doppelter Länge entstanden. Jennings (1908, II, S. 451, Tab. XII) gibt als durchschnittliche Größe für einen Partner zu Beginn der Teilung 82·6 μ an, der auf 199·0 μ angestiegene Längenwert sinkt bei der nächsten Teilung wieder auf $82 \cdot 6 \times 2 = 165 \cdot 2$ μ für beide Partner zusammen herab. Die Verdoppelung des Volumens scheint also beim Pantoffeltierchen ausschließlich auf einer Zunahme in der Längsrichtung ganz ebenso wie beim Bazillus zu beruhen; denn da die Breite eher abnimmt, so kann auch die Tiefe nicht wesentlich verändert werden. Hingegen scheint die ellipsoïde Frontonia allseitig proportional zu wachsen. (R. Hertwig u. Popoff, 1908).

Eine gesonderte Betrachtung möge nun den Foraminiferen gewidmet sein, die besonders günstige Bedingungen für quantitative Wachstumsmessung bieten. Viele von ihnen bauen nämlich Schalen mit mathematisch beschreibbaren Gestalten auf. Diese zeigen eine Aneinanderreihung ähnlicher, aber immer an Größe zunehmender Kammern, entweder in einer geraden oder in einer zickzackförmigen oder endlich schneckenartig gewundenen Anordnung. „Die Foraminiferen wachsen nämlich aus einer kugeligen ‚Embryonalkammer' in der Art weiter, daß die periodisch nach einer Ruhepause und vollkommener Entleerung der Fäkalien (Winter, 1907) vorfließende Sarkode sich mit einer neuen Kammer umgibt. Sowohl Rhumbler (1909—1911) als auch van Iterson (1907) nehmen an, daß hierbei die ganze Quantität der Sarkode sich durch Aufquellen und Vorfließen beteiligt, so daß die sukzessive angegliederten Kammern in ihrer Größe von der Wachstumsprogression der Sarkode bedingt sind." „Sind die Kammern einander annähernd ähnlich, was, mit Ausnahme der Embryonalkammer, in der Tat einzutreffen pflegt, so muß eine regelmäßige geometrische Progression irgendeiner vergleichbaren Länge eine ebensolche Progression des Volumens der aufeinanderfolgenden Kammern ausdrücken, nur mit dem Unterschiede, daß wir den Zunahmsquotienten der gemessenen Länge zur dritten Potenz erheben müssen, um den ent-

sprechenden Quotienten für das Volumen zu erhalten." „Wie nun bereits van Iterson an einem Beispiel (Triloculina rotunda d'Orb.) nach einer Figur Schlumberger s (1891) gezeigt hatte, erwies sich auch bei anderen Foraminiferen durch Messungen Rhumbler s die Größenzunahme der Kammerdurchmesser, mag Länge oder Breite der Kammern gewählt werden, als eine geometrische Progression mit wenig abweichendem Quotienten." Ich habe dann (1913) darauf hingewiesen, „daß der Durchschnitt aus allen vorliegenden Werten fast genau mit der Kubikwurzel aus 2 übereinstimmt" und „daher den Quotienten 2 in bezug auf Volumen geben" muß. Das hieße also, die Sarkode der Foraminiferen verläßt ihre letzte Kammer, um sich eine neue größere zu bauen, wenn ihr Volumen auf das Doppelte im Vergleiche zu jenem beim Baue der letzten Kammer angewachsen ist. Ziehen wir den begrenzten Wert der Kernplasmarelation zur Erklärung heran, und bedenken wir, daß es sich um einzellige Wesen handelt, „so werden wir entweder eine vollständige Teilung, einen Fortpflanzungsvorgang erwarten müssen, sobald die Verschiebung der Relation diesen Wert erreicht hat, oder aber es wird eine Fragmentierung des Kernes und eine Zertrennung der Teilstücke in der Plasmamasse ohne Teilung der letzteren stattfinden können. Die letztere Alternative scheint bei den Foraminiferen verwirklicht. Schon Schaudin (1903) bemerkte, daß bei fünfkammerigen Polystomella crispa der Kern sich wiederholt geteilt hatte und daß schon früher multiple Kerne nachweisbar seien." Diese Analogie mit der Kernplasmarelation bei Vielzelligen wird uns auch nicht wundernehmen lassen, daß ebenso wie bei sich teilenden Eiern manchmal Kernteilungen rückgängig gemacht werden oder eine bis zwei weitere Kernteilungen stattfinden können, ehe es zur Zerschnürung des Plasmaleibes gekommen ist. In ersterem Falle wird dann die Progression der Quotienten 1·26 durch den Quotienten 1, in letzterem durch $1{\cdot}26^2 = 1{\cdot}59$ oder $1{\cdot}26^3 = 2{\cdot}00$ unterbrochen sein. Solche Fälle kommen wirklich vor, wie schon aus der Durchsicht der von Rhumbler beigebrachten Reihen hervorgeht, und wofür sich in seinen Abbildungen noch weiteres Belegmaterial beibringen läßt. Sind aber solche Unterbrechungen der regelmäßigen Progression nicht vorhanden, so pflegt der Quotient 1·26 recht gut im Durchschnitte realisiert zu sein, und zwar meistens viel besser, als die einzelnen Progressionsquotienten in derselben Reihe miteinander übereinstimmen. Dieses Verhalten ist zu erwarten, wenn es sich um die relativ weniger genaue Messung nach Zeichnungen handelt, da die Zeichnung und Messung der Gesamtgröße genauer sein wird als die der einzelnen Glieder, deren Verschiedenheiten sich dann bei der

Aufstellung des Durchschnittes ausgleichen müssen. Ich habe 24 Fälle zusammenstellen können, in denen sich der Durchschnitt aus den jedesmaligen Progressionsquotienten bloß um 3% von der Kubikwurzel aus 2 entfernte (1·26 ± 0·04). Darunter sind vier Fälle, in denen ein Stillstand mit einer Progressionsverdoppelung sich im Durchschnitte aufheben, die übrigen sind regelmäßig ohne solche Unterbrechungen. Unregelmäßige Progressionen, die infolge Überwiegens der Stillstände zu niedrige Durchschnitte liefern, habe ich 6 gefunden, solche, die infolge Überwiegens von Verdoppelung (oder seltener Vervierfachung) zu großen Durchschnitt liefern, 15. Die letzteren beziehen sich größtenteils auf die Dicke der Schalenwand und es ist wahrscheinlich, daß es sich bei den zu großen Quotienten nicht bloß um gelegentlich vorkommende Verdoppelungen, sondern auch um eine andere Gestaltsveränderung handelt. Da nämlich bei den auf Schalendicke hin von mir (1913) untersuchten schneckenförmigen ,,Biloculinen jede folgende Kammer in der Regel die vorhergehende etwas weniger umfaßt, so wird sich die zur Verfügung gestellte Schalenmasse auf ein etwas kleineres Kreissegment verteilen und daher eine etwas größere Dicke erreichen können. Daß wir mit dieser Auffassung uns der Wahrheit nähern, zeigen wieder jene selteneren Fälle, in welchen gerade jede spätere Kammer die frühere stärker umgreift, wie bei Biloculina comata, und dann niedere Quotienten (XXII : XXI = 1·11; XXII = 1·12) auftreten. Ihren deutlichsten Ausdruck erreicht diese letztere Erscheinung bei Biloculina lucernola B, deren Kammern mehrere vorhergehende umfassen und deren Quotienten noch niedriger ausfallen (XVII : XVI = 1·03; XVIII : XVII = 1·05)" (S. 202.) Daß jede folgende Kammer die vorhergehende weniger umgreift, dürfte auch die Erklärung für den mit 1·33 etwas zu groß erscheinenden Quotienten der Kammerbreiten von Triloculina rotunda (van Iterson, 1907; Rhumbler, 1909—1911) abgeben. Soll bei dieser Änderung der aufeinanderfolgenden Kammern jede weitere doppeltes Volumen der vorhergehenden haben, so muß mindestens eine Dimension über 1·26 hinaus zunehmen, um den Ausfall an Raum durch das Nichtumgreifen wettzumachen. Auch bei einreihig gestreckten Formen wird die Verdoppelung des Volumens aufeinanderfolgender Kammern eine Veränderung des Progressionsquotienten in einer Richtung erfordern, sobald die Kammern einander nicht ähnlich sind. So nimmt bei Reophax dentaliniformis nach Rhumblers Zeichnung die Länge rascher zu als die Breite; für die Länge erhalte ich Progressionsdurchschnitt 1·35, also zu groß, für die Breite 1·21, also zu klein. (Rhumbler gibt 1·39, resp. 1·26 an; letzterer Quotient ist für die an

seiner Zeichnung kontrollierbaren Breiten sicher zu groß, aber möglicherweise handelt es sich um eine Messung des dritten, in der Figur senkrecht zur Papierebene stehenden, nicht mehr kontrollierbaren Parameters der Tiefe, der die normale Progression unverändert beibehalten hat.) Wenn bei schneckenförmig angeordneten Kammern die in der ursprünglichen Embryonalkammer kugelige Form in eine sehr gestreckte übergeht, so muß die verfügbare Schalenmasse eine viel weitere Strecke umspannen als bei Wahrung kugeliger Form, da diese ja die relativ kleinste Oberfläche besitzt; daher treten ganz kleine Quotienten auf, die unter 1 sinken können. Vereinzelt sind solche bei Biloculina depressa (A-Form), B. Fischeri (A-Form), B. globulus (B-Form) zu begegnen, regelmäßig bei B. Sarsi (A-Form), deren Quotienten stets abnehmen und im ganzen den überhaupt niedrigsten Durchschnitt der Progression mit 1·08 liefern. Der Fortpflanzungsmodus hat auf die Progression wesentlichen Einfluß. Die sogenannte A-Form, welche aus ungeschlechtlicher Teilung entsteht, hat eine relativ große Embryonalkammer, an die sich eine gleich große erste Kammer anschließt. Bei der B-Form, welche aus zweigeschlechtlicher Zeugung entsteht, ist die Embryonalkammer durch eine Anzahl wenig voneinander verschiedener Kugeln ersetzt. Die „mikrosphärische“ Partie fügt sich nicht der Progression ein, sie kann einer Art Furchung analog gesetzt werden, und ebenso ist von der embryonalen „Makrosphaere“ der A-Form zur nächsten Kammer noch nicht eine Zunahme (Verdoppelung) zu erkennen, es ist daher bei den Progressionen die Embryonalkammer der makrosphärischen A-Form und die denselben entsprechende Partie der mikrosphärischen B-Form nicht miteinzurechnen (und auch bisher nie eingerechnet worden). Bei den konjugierenden Exemplaren von Reophax findeus vereinigen sich die Partner zu einer Kammer doppelter Größe, auf die eine zwar nicht der Länge, wohl aber der Breite nach vergrößerte Kammer folgt (nach Rhumblers Figuren, 1913, S. 466). Während die meisten Foraminiferen nicht bloß die Endkammer bewohnen, sondern nach Ausbildung einer neuen Kammer jeweils wieder die früheren mitbenutzen, gibt es einige Arten, die bloß die jeweils letzte Kammer bewohnen, was an den geradlinig angeordneten Reophax pilulata und R. saccamminae auch an Alkoholexemplaren durch die dunkle Farbe der Endkammer zum Ausdrucke kommt. Bei Hormosina normanni bleiben meist die alten Kammern als krummliniger Anhang mit der allein bewohnten Endkammer in Zusammenhang, lösen sich aber sonst auch ganz ab (Rhumbler, 1905). Solche Lostrennungen kommen aber auch bei Arten vor, die mehrere Kammern bewohnen, und führen freiwillig oder

bei gebrechlichen Formen mit langen Kammerhälsen unfreiwillig zu ungeschlechtlicher Teilung und Regeneration von Ketten (Rhumbler, 1913, S. 465), die scheinbar der Progression entbehren. Interessant vom phylogenetischen Standpunkte aus ist das Vorkommen von nicht progredienten Arten unter den Nodosammidien, zu denen auch die progredienten Reophax gehören. Die Gehäuse jener Spezies, die Rhumbler (1913, S. 458) als die älteren ansieht, bleiben gleich breit, bilden keine Scheidewände aus und weisen unregelmäßige Einschnürungen auf, z. B. Hyperammina subnodosa und H. laevigata, die auch durch anorganisches Quecksilberoxydulchromat unter noch unbekannten Umständen nachgeahmt werden können (vgl. Rhumbler, 1903, auch Vitalität, S. 17, Taf. I, Fig. 5; jedoch Rhumbler, 1913, S. 456, Anmerkung).

---

# 8. Formprogression wirbelloser Metazoen. (Die Häutungsprogression der Krebstiere.)

Die Formprogressionen der Foraminiferenschalen haben uns in ein wunderbar anmutendes Gebiet der mathematischen Biologie geführt, das mich immer an jene Rechenscherze erinnert, bei welchen der Zauberkünstler ohne Kenntnis der von einem beliebigen Menschen gedachten Zahl bloß durch Vornahme gewisser rechnerischer Umformung das Resultat zu erraten vermag. Ähnliche Vorhersagen können wir auch bei Metazoen bezüglich der Zunahmsquotienten von einem bestimmten Stadium zum anderen machen. Lassen wir jene Entwicklungsstufen wieder wie bei den Mikrosphären der Foraminiferen außer Betracht, die nicht durch eine Volumzunahme, sondern eine fast konstant bleibende Gesamtgröße des Plasmas gekennzeichnet sind, also die ganze Eifurchung, ferner jene Veränderungen, die mit wesentlichen Formveränderungen verknüpft sind, wie Metamorphose vom Ei zur Larve, von der Larve zur Puppe oder von dieser zur Imago, so grenzen wir jenes Bereich im Wachstume der Mehrzelligen ab, in welchem die Größenzunahme hauptsächlich auf einer Vergrößerung der Form, nicht auf weitgehender Formänderung beruht. Während bei der Furchung die Größe der einzelnen Zellen fortwährend abnimmt, muß bei Beendigung derselben eine Größenzunahme der Zellen stattfinden, denn die Körperzellen pflegen die Furchungszellen an Größe zu übertreffen. Durch solche Beobachtungen am Trematoden Distomum corrigerum wurde Warren (1902) zu messenden Untersuchungen über die Zunahme der Zellgröße mit fortschreitendem Wachstume geführt. Als Objekt benutzte er eine Art Wasserfloh, Daphnia magna, die insoferne günstig ist, als sich die Oberhautzellen in Form rautenartiger Abdrücke an der äußersten Kutikula erkennen und genau messen lassen. Mit einem Okularmikrometer, dessen Teilstriche 3·85 μ betrugen, wurden je 10 nebeneinanderliegende Zellrauten derselben Körperstelle an allen einbezogenen Wasserflöhen gemessen, wobei diese in Größenklassen von 4 × 32 μ nach der Gesamt-

länge von der Stirne bis zum Schwanzstachelansatze eingeteilt worden waren. Vom Ausschlüpfen aus dem Ephippium, dem Brutraume der Mutter (Gesamtgröße 32 × 32 μ), auf die meist bald die erste Häutung erfolgt (angeblich bei 36 × 32 μ), bis zum Eintritte der zweiten Häutung (48 × 32 μ) ist die Zellänge von unter 5·3 auf 8·05 × 3·85 μ gestiegen, der Zunahmsquotient für diese Länge beträgt also mehr als 1·52 und fast die ganze Vergrößerung während dieses Stadiums ist auf die Zunahme der Größe der einzelnen Zellen zu beziehen, denn die Körperlänge ist auch nur von 32 auf 51 × 32, also auf das 1·59fache angestiegen. Von der zweiten Häutung an steigt die Zellänge nur mehr wenig, vor Beginn der dritten Häutung auf 9·47 × 3·85 μ, um mit dieser auf 8·44 × 3·85 μ zu sinken. Die einzelnen Zellen haben sich also auf diesem Stadium bloß von 8·05 auf 8·44 × 3·85 μ vergrößert, der Zunahmsquotient ist bloß 1·05. Hingegen hat die Gesamtlänge dabei durchschnittlich von 48 auf 59 × 32 zugenommen, d. h. im Verhältnis 1·23 zu 1. Von der dritten zur vierten Häutung nimmt die Größe der einzelnen Zellen bis 11·03 × 3·85 zu, sinkt aber mit der kurz vor der vierten Häutung eintretenden Zellteilungsperiode wieder auf 9·00 × 3·85, so daß die Länge der einzelnen Zellen bloß auf das 1·07fache zugenommen hat, wenn die eben gehäuteten Exemplare berücksichtigt werden. Die Gesamtgröße dieser Exemplare beträgt aber mindestens 77 × 32 μ, hat also gegen die dritte Häutung um das 1·30fache zugenommen, wovon auf die Zellvermehrung mindestens 1·30 : 1·07 = 1·22 entfallen. Betrachten wir die Konsequenzen dieser leider nur wenig genauen Berechnung für das Verhältnis zwischen Länge und Volumen der aufeinanderfolgenden Häutungsstadien in bezug auf einzelne Zellen und Gesamtkörper. Die anderthalbfache Vergrößerung der Länge jeder einzelnen Zelle vom Ausschlüpfen bis zur zweiten Häutung läßt auf eine Vervierfachung des Volumens während dieser Stadien schließen, die aber nicht auf Zellvermehrung zurückgeführt werden darf (wohl aber zwei Kernteilungsschritte ohne entsprechende Zellteilung bergen könnte?). Ganz genau zeigt die 1·59fache Vergrößerung der Gesamtlänge die Vervierfachung des Volumens an, denn diese Zahl ist $1{\cdot}26 \times 1{\cdot}26 = \sqrt[3]{4}$; wenn das Volumen auf das Vierfache steigt, so muß bei proportionaler Vergrößerung diese Zahl also den Zunahmsquotienten einer beliebigen Länge ausdrücken. Die Quotienten für die zwei weiteren Häutungsintervalle weisen mit 1·23 und 1·30 auf eine Verdoppelung des Volumens hin (dem 1·26 genau entsprechen würde), welche auf eine Zweiteilung jeder Zelle früheren Stadiums und deren

Heranwachsen bis zur früheren Größe zurückzuführen ist. Warren selbst hebt hervor, daß vor der Häutung oft zwei Zellkerne unter einem Kutikularabdrucke gefunden werden, und die Zellteilungen jeweils unmittelbar vor der Häutung statthaben sollen

Er hat auch empfunden, daß die von ihm nach dem Schema von Pearson und Galton vorgenommene statistische Behandlung der Problembeantwortung durch die Verteilung nach Größen-, statt nach Häutungsklassen nachteilig war; leider verhinderte ihn der Tod, die als richtig erkannten eigenen Bahnen einzuschlagen, welche die biometrische Methode in fruchtbarere Gebiete geführt hätte. So haben wir für die Daphniden keine Untersuchung, welche die Längen von Häutung zu Häutung, statt nach willkürlich gewählten Größenklassen angeben würde; daher fehlen bis jetzt Messungen, die eine genaue Feststellung der Zunahmsquotienten von Häutung zu Häutung bei Wasserflöhen gestatten würden[1]) Hingegen liegt eine Bearbeitung von marinen Muschelkrebschen, Ostracoden, durch Fowler (1909) vor, welche durchschnittliche Längen der aufeinanderfolgenden Häutungsstadien für Arten der Gattungen Conchoecia, Cypridina und Halicocypris gebracht hat. Zahlreiche Illustrationen gestatten die Vergleichung der Formen verschiedener Häutungsstadien derselben Art, was wichtig ist, um festzustellen, ob proportionale Zunahme vorliegt oder in welcher Weise von derselben abgewichen worden ist. Für Conchoecia procera ♂ gibt Fowler (S. 271) selbst eine Größenprogression mit dem strenge eingehaltenen Quotienten 1·26 an und die Form bleibt stets proportional (Tafel 22). Die Beibehaltung der Form zeigen ferner C. loricata ♂ und ♀ (S. 267, Tafel 21) in den drei von Fowler angegebenen Stadien; auch hier beträgt der Quotient für die zwei größten Stufen 1·26 und für die kleineren 1·59, was nahelegt entweder einen doppelten Teilungsschritt oder das Fehlen eines Zwischenstadiums in den Fängen mit der gewöhnlichen Progression 1·26 ($= \sqrt{1{\cdot}59}$) anzunehmen, was bei der

[1]) Es läßt sich zeigen, daß eine Zunahme der Gesamtlänge von Häutung zu Häutung mit einem Quotienten von 1·32 sehr genau realisiert sein könnte wenn die Häutungen innerhalb der Größenklassen in die sie tatsächlich fallen, bis zu den zulässigen Grenzen verschoben werden. Diese Quotienten sind dann 47 : 36 = 1·31; 82 : 47 = 1·30; 82 : 61 = 13·4. Werden in ähnlicher Weise die Zellängen für die Häutungsintervalle aufgestellt, so ergibt sich II./I. Htg.: 8·05 : 5·50 = 1·45; III./II.: 84·4 : 80·5 = 1·04; IV./III.: 9·00 : 8·44 = 1·07. Bringen wir den auf Zellvergrößerung entfallenden Betrag in Abrechnung, so ergibt sich als Zellvermehrung für III./II. Häutung eine 1·30 : 1·04 = 1·27fache, für IV./III. Häutung eine 1·34 : 1·07 = 1·26fache d. h trotz der Zellvergrößerung wäre die Verdoppelung der Zellen auch noch durchgeführt worden.

Seltenheit der Art wahrscheinlich ist. Die in beiden Geschlechtern proportional bleibende C. amerta läßt sich mit der Progression 1·26 berechnen, wenn man mehr Häutungsstadien annimmt als Fowler (S. 259, Tafel 16), was durch die Verteilung der Größenstufen sich rechtfertigen läßt. (Fowler muß übrigens für ♂ 1·4, für ♀ 1·5, also nach dem Geschlechte verschiedene Progression annehmen.) Durch Einreihung in mehr Häutungsklassen kann auch die ihre Form nicht ändernde C. rhynchena ♂ und ♀ (Fowler S. 272, Tafel 23) demselben Quotienten unterordnet werden, was gegenüber den von Fowler für das ♂ mit 1·45, ♀ 1·54 angegebenen Werten den Vorteil größerer Einheitlichkeit hat und sich speziell für das III. Stadium (nach Fowlers Bezeichnung) schon dadurch rechtfertigt, daß dieses dann im ♀ ebenso größer ist als beim ♂ wie auf allen anderen Stadien. Conchoecia daphnoides ♀ hat nach Fowler (S. 261, Tafel 17) die Progression 1·60, also entweder durchwegs doppelte Teilungsschritte (1·26 × 1·26 = 1·59) oder es fehlen abwechselnde Stadien in den Sammelzügen, was um so wahrscheinlicher ist, als vom ♂ bloß eine größte Stufe bekannt wurde, welche übrigens dieselbe Gestalt hat wie die kleinsten der Weibchen. Im Gegensatze zu den bisher genannten Ostrakoden nehmen eine Reihe anderer Arten im Laufe der Häutungen gestrecktere Form an. Bei C. rotundata (Fowler, S. 273, Tafel 24) tritt dieser Formwechsel erst bei der letzten Häutung auf, weniger ausgesprochen beim ♂ als beim ♀; dementsprechend ist bis zur vorletzten Häutung die Progression 1·26, geht aber dann für das ♂ in 1·30, das ♀ in 1·39 über, welche Berechnungsart bessere Übereinstimmung liefert als Fowlers Anwendung dieser letzten Progressionsquotienten auf das ganze Wachstum. Allmähliche größere Zunahme der Länge im Verhältnis zur Breite während aller Wachstumsstufen zeigen in geringem Maße Conchoecia elegans (Fowler, S. 263, Tafel 18) ♀ mit Quotient 1·32, ♂ 1·36; C. procera ♀ (Fowler, S 271, Tafel 22) mit 1·36 gegenüber 1·26 des proportional wachsenden ♂; C. spinifera ♀ (Fowler, S. 275, Tafel 24) 1·30 und C. spinirostris ♂ (Fowler, S 276, Tafel 25) 1·35 (frühere Stadien aus Neapel) bis 1·39 (spätere aus Biskaya) gegenüber, den etwas stärker sich streckenden Weibchen mit 1·44, respektive 1·46; C. curta (Fowler, S. 260, Tafel 17) ♀ 1·40, ♂ 1·42 mit solcher Streckung in beiden Geschlechtern. Während die Männchen von C. hyalophyllum (S. 265, Tafel 19) mit 1·40, C. imbricata (S. 225, Tafel 20) und C. Haddoni (S 265, Tafel 19) mit 1·45 dieselbe mittlere Streckung zeigen, geht diese bei den Weibchen mit 1·58, respektive 1·56 und 1·64 in rascherem Tempo vor sich, wo aus fast quadratischen rechteckige Formen mit

Längen im Verhältnis doppelter Breite entstehen. Das gleiche gilt für Halycocypris globosa ♀ (Fowler, S 277, Tafel 26) mit 1·62 (das Männchen nur in einem Stadium bekannt. Ähnlich verhält es sich mit Cypridina castanea ♀ (Fowler, S. 279, Tafel 26, 1·50).

Conchoecia magna, eine sehr häufige Art, geht in ähnlicher Weise von einer fast halbkreisförmigen Larvenform in eine gestreckt palettenartige über. Fowler (S. 268, Tafel 21) hebt für diese hervor, daß kein einheitlicher Progressionsquotient festzustellen sei, und schließt aus den Verteilungskurven bei beiden Geschlechtern, daß es sich um eine Tendenz zum Zerfalle in zwei Arten (oder um die Verwechslung solcher) handle. Für uns ist jedenfalls interessant, daß gerade dort, wo die stärksten Formänderungen stattfinden, zwischen den zwei jüngsten und zwischen den zwei ältesten Stadien in beiden Geschlechtern die größten Werte zu finden sind. Wir finden also auch hier keine Ausnahme von der Regel, daß der größeren Streckung ein größerer Wachstumsquotient entspricht. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist uns nach den vorausgegangenen Erörterungen klar: soll von einer Häutung zur anderen eine Verdoppelung des Volumens stattfinden, so kann dies bei Änderung der Körperproportionen bloß dann zutreffen, wenn trotzdem das Produkt aus Länge, Breite und Tiefe sich ebenfalls verdoppelt Bleibt also eine Dimension, hier die Tiefe der Schale, verhältnismäßig im Wachstume zurück, so muß eine andere, hier die Länge der Schale, entsprechend voreilen, und da die Längenzunahme bei ungeänderten Proportionen 1·26 beträgt, größer als diese Zahl sein, und zwar um so mehr, je stärkere Streckung erfolgt. Ich bin so zur Überzeugung gekommen, daß nicht bloß die Einhaltung einer geometrischen Progression bei den Häutungen, sondern auch der absolute Wert des Progressionsquotienten allgemeinere Bedeutung hat. Fowler selbst ist auf seine Berechnungen durch eine ältere Angabe von W K. Brooks (1886) geführt worden, der bei einer anderen Krustergruppe, den Stomatopoden, die Beobachtung machte, daß jedes folgende Larvenstadium von Coronis minutus um $^5/_4$mal so groß ist, als das vorhergehende. Dieser Größenquotient 1·25 ist aber innerhalb der Fehlergrenzen von unserem 1·26 nicht zu unterscheiden. Unter den langschwänzigen Dekapoden-Krebsen ist der Hummer, Homarus vulgaris, in seiner europäischen und amerikanischen Unterart, wiederholt Messungen von Häutung zu Häutung unterzogen worden. Entsprechend den bedeutenden Formveränderungen der ersten Häutungsstadien, welche noch Larven darstellen, ist der Progressionsquotient für die Gesamtlänge nicht konstant, sondern nimmt mit der verhältnismäßig zunehmenden Breitenentwicklung ab, bewegt sich meist unter-

halb 1·26, nach Ehrenbaums Zahlen (1903) für den H. europaeus jedenfalls von der zweiten, nach Herrick (1895) und Hadley (1906) für H. americanus vom Anfange an. Mit der Aufnahme des Lebens am Grunde anstatt des bis dahin geübten Flottierens der Larve sinkt der Progressionsquotient zwischen viertem und fünftem Stadium noch weiter, was mit der nun sich geltend machenden Ausnutzung der Breite zum Kriechen und dann etwas später einsetzenden verschiedenartigen Ausbildung der Scheren zusammenhängt. Es tritt nämlich auf Kosten der sonstigen Massenentwicklung eine besonders kräftige Ausbildung der einen Schere auf, deren Zunahmsquotient für ein Tier 25. Stadiums, gemessen an der Breite des Handgliedes oder Propoditen, 1·37 gegen 1·22 der anderen Seite sich berechnet (Herrick 1895, Tab. 28, S. 99). Die Größe des Zunahmsquotienten scheint nicht nur bei den Unterarten, sondern auch innerhalb derselben mit der Lokalität (wohl der verschiedenen Larvenausbildung nach) zu schwanken; es wird für die Zunahme von der sechsten zur siebenten Häutung in Helgoland (Ehrenbaum, 1903, XIX) 1·13, in Woods Hole (Herrick, 1895, Hadley, 1906) 1·15, Wickford Rhode Island (Emmel, 1906) 1·17 bis 1·18 (Hadley, 1906) angegeben. Später kann er bis auf 1·11 (Ehrenbaum, 1903, XIX) oder selbst 1·08 (Brook, 1887) sinken Für eine Annäherung kann der konstante Quotient 1·14 bis 1·15 gebraucht werden (Fowler 1909). Sehr deutlich läßt sich an Thompsons (1903) Angaben über die Verwandlung der Einsiedlerkrebse, Eupagurus longicarpus und annulipes, der Zusammenhang der mit der Metamorphose eintretenden Formwandlung mit der Abweichung vom Quotienten 1·26 erkennen. Während die Zoeastadien durchschnittlich 1·27 ergeben, ist der Quotient für den Übergang der Metazoea, die schon die Verschiedenscherigkeit oder Heterochelie ausbildet, bloß 1·07 (oder sogar 1·00). An den Zoealarven der Strandkrabbe, Carcinus maenas, ist die Entfernung zwischen den Endpunkten des Rostral- und Dorsalstachels von Williamson (1903) gemessen worden; sie ergibt einen durchschnittlichen Quotienten für die vier Stadien von 1·23. Für die verwandelte Krabbe gibt dieser Autor (S. 173) selbst an, „die Zunahme von Häutung zu Häutung schwankt zwischen 1·07 und 1·66 und ist sehr oft um 1·25", also wiederum der dritten Wurzel aus Zwei gleich (vgl. Meek 1903). Da die Krabbe vom Megalopstadium bis zum vierten Imaginalstadium den länglichen Karapax in eine breite Form verändert, so ist der Quotient für die Länge kleiner als 1·26, nämlich 1·20, für die Breite aber größer als 1·26, nämlich 1·31. Die Quadratwurzel aus dem Produkte beider Quotienten gibt 1·254, läßt also deutlich die inverse Korrelation erkennen, welche zur Beibehaltung bestimmten Volumens

(unter Voraussetzung proportionaler Tiefenzunahme), nämlich einer jeweiligen Verdoppelung von Häutung zu Häutung notwendig ist

Ähnliche Zahlen finden sich für dieselbe Art in Brook (1884), dessen Exemplar A in den ersten sechs Stadien durchschnittlichen Längenquotienten 1·21, Breitenquotienten 1·37 hatte, was eine Quadratwurzel des Produktes gleich 1·287 gibt Beim Exemplare B erhalten wir jedoch für dieselben Stadien einen Durchschnitt der Längenquotienten von 1·26, der Breiten von 1·38, was es wünschenswert machen würde, die Tiefenrelation kennen zu lernen, die vielleicht in diesem und ähnlichen Fällen, in denen die Quadratwurzel aus dem Produkte des Längen- und Breitenquotienten größer als 1·26, oft um 1·32 herum liegt, weniger zugenommen hat, als ihrer proportionalen Vergrößerung im Rahmen der Verdoppelung entsprechen würde. Fowler (1909, S. 281) hat dieselben Häute, welche von Waddington von Aquarientieren gesammelt und von Williamson und Brooks angeführt worden waren, einer abermaligen Messung und statistischen Behandlung unterzogen. Hiebei ergab sich das interessante Resultat, daß eine Gruppierung der häufigsten Größen um gewisse Punkte einzutreten schien. Die Durchschnitte aus jeder dieser gehäuften Größen konnten mit ziemlicher Genauigkeit durch eine Progression mit dem Quotienten 1·27 für die größte Karapaxbreite bis zu deren absoluten Werte von 16 mm, von da an mit einem Quotienten 1·23 dargestellt werden. Die jüngsten Stadien unter 5 mm waren hiebei nicht berücksichtigt worden. Die im individuellen Leben der Strandkrabbe vorkommenden, in Beziehung zu Formwechseln stehenden Schwankungen der Breitenquotienten wären in der Masse der Artgenossen zu einem idealen Durchschnitt ausgeglichen. Starke intraindividuelle Schwankungen der Karapaxproportionen bei den Krabben habe ich tatsächlich messend nachweisen können (Przibram, 1902). Drei im Aquarium gezogene Zoeastadien der Schwimmkrabbe, Portunus holsatus, zeigen nach Williamsons (1911) Messung des Abstandes der Rostraldorn von der Thorakaldornspitze einen durchschnittlichen Progressionsquotienten 1·27. Denselben Quotienten erhalten wir aus dem Durchschnitte von 11 Häutungsintervallen des von Waddington gezogenen Taschenkrebses, Cancer pagurus, Exemplar A nach Williamsons (1904) Mitteilung; während der Durchschnitt aus vier respektive sieben solchen Intervallen bei zwei weiteren im Aquarium gezogenen Exemplaren derselben Spezies 1·20 war. Der Durchschnitt aus allen verfügbaren Daten für diese Art wäre also 1·235. Schließlich liegen noch Zahlen für die Winkerkrabbe, Gelasimus pugilator (Yerkes, 1901) vor, dessen Männchen als sekundäres Geschlechtsmerkmal die

Schere einer Körperseite ganz außerordentlich vergrößert. Während die Karapaxlänge der zwei untersuchten, offenbar durch eine Häutung getrennten Größenklassen eine Zunahme von 1·277, also sehr nahe $\sqrt[3]{2}$, ergeben, ist der Breitenquotient kleiner, bloß 1·13 (oder 1·18?), wobei wieder die Scherenasymmetrie eine Rolle spielen wird. Die Längen- und Breitenquotienten waren für die getrennt von den Rechtshändern untersuchten Linkshänder genau die gleichen, die Differenzen sind also nicht etwa zufällig.

Wir haben keine direkten Wägungen von Krebsen von Häutung zu Häutung, woraus die Verdoppelung des Gewichtes von einer zur anderen konstatiert wäre; so müssen wir uns mit der Vergleichung der Zunahme von Längen bescheiden, die, wie wir sahen, bei allen Krustergruppen der dritten Wurzel aus Zwei sehr nahe kommt. Aus zwei Anhaltspunkten können wir jedoch wahrscheinlich machen, daß die Gewichte der Häutungsstadien sich nach dem Volumen, also der dritten Potenz einer Länge, richten und nicht durch Auftreten chemischer, verschieden schwerer Stoffe, die Parallelität zum Volumen vermissen lassen. Beim amerikanischen Hummer (nach Herricks Daten) und beim Flußkrebse (Soubeiran 1865) stimmt das Gewicht recht gut mit der dritten Potenz einer Länge überein, ohne Rücksicht auf Häutungen festgestellt. Weiters beträgt bei frisch gehäuteten Carcinus maenas ohne Rücksicht auf ihre Größe der Trockensubstanzgehalt 12 bis 13%, während derselbe bei Krabben, welche zwischen zwei Häutungsperioden stehen, im Mittel 33% erreicht. Der Chitingehalt, welcher nach jeder Häutung sehr gering ist, erreicht nach 10 Tagen über 1% (vgl. Schönborn, 1912). Die Stoffe treten also periodisch mit den Häutungen in gleichem Prozentsatze auf. Um sichere Auskünfte über die Menge der von Häutung zu Häutung gebildeten Stoffmenge und die durch Zweiteilung der Zellen mit Heranwachsen auf die frühere Größe erklärte Volums- und Massenverdoppelung zu erhalten, wenden wir uns zu den Kerfen, deren Wachstum außerhalb des Wassers vor sich zu gehen vermag und daher von vielen Fehlerquellen frei wird, die sich bei den meist im Wasser häutenden Krustazeen durch die Aufnahme äußeren Wassers einstellen.

---

# 9. Formprogression wirbelloser Metazoen. (Die Häutungsprogression der Kerftiere.)

Wenn wir dem Ausdrucke unbefriedigender Gefühle gerne „aus der Haut fahren möchten", so meinen wir damit nicht bloß, daß uns die Ablegung der äußeren Hülle angenehm wäre, sondern daß ein Wechsel aller persönlichen Umstände uns erwünscht käme. Die Gliederfüßler sind da in der Lage, wirklich der Aufforderung zu entsprechen, denn sie legen nicht bloß periodisch ihre äußere Hülle ab, fahren also buchstäblich aus der Haut, sondern sie wechseln dabei auch ihre ganze sonstige Persönlichkeit. Denn nicht blos die zu enge gewordene äußere Hülle sowie die ganze Auskleidung des Vorder- und Enddarmes werden mitgehäutet; auch die muskulösen Teile des ganzen Insektes werden neugebildet und von den alten Zellen bleibt kaum etwas von einer zur anderen Häutung übrig. Das geht aus der mit jedem Häutungsstadium geänderten Konsistenz des Plasmas hervor, sodann aber auch aus der Beibehaltung annähernd fixer Zellgröße das ganze Wachstum hindurch, denn mit der Verdoppelung des Volumens können wir daraus auf einen Ersatz jeder alten durch zwei neue, auf das alte Maß herangewachsene Zellen schließen. Ein gutes Objekt zum sicheren Nachweise der Richtigkeit aller dieser Folgerungen bilden die Gottesanbeterinnen oder Mantiden, räuberische Heuschrecken, deren Häute in ausgespreiztem Zustande abgestreift werden und sich infolge der scharf abgegliederten Teile genau messen lassen. Da es sich um Landtiere handelt, so braucht auf äußerlich eindringendes Wasser nicht geachtet zu werden. Die Heuschrecken haben keine vollständige Metamorphose; sie erreichen das Imaginalstadium durch eine Reihe von Häutungsstufen, die hauptsächlich durch die Größe bei Wahrung proportionaler Form sich unterscheiden. Von einer indischen Art, Gongylus gongyloides, bemerkte Ch. E. Williams (1904), daß „die Larven zur Zeit des Auskriechens aus dem Ei von $^9/_{16}$ bis $^{11}/_{16}$ inch lang seien, und um ungefähr ein Viertel ihrer Länge bei jeder Häutung zunehmen". Von einer Häutung zur

anderen wäre demnach die Zunahme das $^5/_4$fache, was 1·25 oder fast genau gleich wäre der $\sqrt[3]{2} = 1{\cdot}26$. Ein besonders geeignetes Material brachte ich von einer Sudanreise mit, nämlich Sphodromantis bioculata, eine sehr widerstandsfähige Gottesanbeterin, welche viele Generationen hindurch an der biologischen Versuchsanstalt in Wien gezüchtet werden konnte. Vom Ausschlüpfen der Larven aus dem Eierkokone bis zur fertigen Imago ergaben Messungen der Prothoraxlängen einen Progressionsquotienten von 1·29 an den lebenden Tieren, von 1·28 an den abgeworfenen Häuten. Beide Zahlen stimmen fast ganz mit der dritten Wurzel aus den gleichzeitig ermittelten Gewichten der lebenden Tiere = 1·284 respektive der Häute = 1·264 überein. Und diese Gewichte selbst stellen also fast genau Verdoppelung des vorhergehenden Stadiums dar (Przibram und Megušar, 1912). Spätere Messungen an konserviertem Material derselben Spezies zeigten, daß auch die Breite und Höhe des Prothorax sowie die Länge und Breite des Mesothorax sehr gut eine Progression mit dem Quotienten 1·26 verwirklichen, mithin tatsächlich dies dem Produkte dreier Dimensionen proportionale Volumen ebenso wie das Gewicht von Häutung zu Häutung verdoppelt wird. Nicht viel anders verhalten sich die Augenfacetten und der Seitenrand des Mesothorax bis zur fünften Häutung, von der an jedoch die sich stärker entfaltenden Flügelansätze eine Veränderung bedingen, auf deren Kompensation durch Zurückbleiben anderer Organe ich noch zu sprechen komme (Sztern, 1914). Endlich fand sich die Zunahme der Beinlängen für die Schiene des Mittelbeines mit 1·254 und des Hinterbeines mit 1·256 dem Idealfalle außerordentlich nahestehend (Przibram, 1917, III). Da die an Häuten gemessenen Längen und Breiten sich wie die dritte Wurzel aus zwei vergrößern, wenn die Gewichte der Häute sich verdoppeln, so ist es klar, daß auch die Dicke der abgeworfenen Häute den Progressionsquotienten 1·26 haben muß. Diese Verhältnisse sind besonders interessant, weil bei den Insekten die Häutungen aus einer einheitlichen chemischen Substanz, dem Chitin, bestehen und sich die Einwände erübrigen, welche sich gegen die Anwendung von Gewichtsverhältnissen bei chemisch heterogenen Objekten richten könnten. Daß tatsächlich Zellverdoppelung und nicht Zellvergrößerung für die Gewichtsverdoppelung maßgebend ist, hat Sztern (1914) durch Zählung der Epithelkerne auf analogen, gleichlangen Strecken histologischer Schnitte aller Häutungsstufen von Sphodromantis nachgewiesen, denn die Zellgröße erwies sich überall ganz identisch, es müßte also dem doppelt so großen Tiere doppelte Zellzahl zukommen. Doch ist es ihm

nicht gelungen, Kernteilungen auf irgendeinem der untersuchten Stadien zu finden, mochten die Tiere auch gleich nach der Häutung oder in verschiedenen Abständen von derselben konserviert worden sein. Da die Gottesanbeterin von außen keine Flüssigkeit aufnimmt, wenn sie sich häutet, so muß das Gewicht des Tieres kurz vor der Häutung nach der regelmäßig da erfolgenden Darmentleerung gleich sein dem Gewichte des folgenden Stadiums plus der noch nicht abgeworfenen Haut. Innerhalb dieser ist die aufs Doppelte angewachsene Masse auf dem einfachen Raume komprimiert. Wenn vor und nach der Häutung auf dieselbe Strecke eine gleiche Anzahl Epithelkerne und somit Zellen entfällt, so bleibt bloß die eine Möglichkeit übrig, daß die Teilungen aller Zellen synchron ganz knapp vor dem Platzen der alten Haut stattfinden (jedenfalls im letzten Drittel des Häutungsintervalles). Dieser Zeitpunkt stimmt mit der erwähnten Untersuchung Warrens an Daphnia überein. Die synchrone Teilung hat nichts Unwahrscheinliches, denn nach Sorokinas (1912) Experimenten an sich furchenden Seeigeleiern von Strongylocentrotus übt der Gesamtorganismus einen regulatorischen Einfluß auf die Zellen im Sinne ihrer gleichzeitigen Zweiteilung aus. Übrigens darf man trotz der Übereinstimmung der Durchschnittswerte mit den erwarteten Längenquotienten 1·26 nicht glauben, daß an allen Stellen einer Sphodromantis die Zweiteilung mit vollkommener Regelmäßigkeit erfolgt. Dies ist im Einzelfalle ebensowenig richtig, wie daß die Gesamtgewichte stets von jeder Häutung zur anderen verdoppelt sein müßten. Schon bei der ersten Versuchsserie an Sphodromantis zeigten sich neben regelmäßigen Verdoppelungen Stillstände im Wachstum, bei denen das Gewicht zwischen zwei Häutungen kaum zugenommen hatte, und übermäßige Zunahmen, die sich statistisch um das Mittel 4, also eine Vervierfachung der Zellen oder gleichzeitigen zweimaligen Zweiteilung gruppierten (Przibram und Megušar, 1912). Dabei war es oft vorgekommen, daß Stillstand und Vervierfachung aufeinanderfolgende Häutungen betrafen, so daß ein Ausgleich im Gesamtwachstum die Folge war. Als nun H. Sztern (1914) das Wachstum verschiedener Organe untersuchte, zeigte es sich, daß es bei manchen derselben in anscheinend gesetzmäßiger Weise zu Stillständen in bestimmten, abwechselnden Dimensionen kommt, so bei der Vergrößerung des Mesothoraxganglions. Am Ende der Wachstumsperiode, etwa von der sechsten Häutung an, erfolgt die Längenzunahme des Mesothoraxrandes rascher als die anderer Längen, weil der Flügel sich ausbildet, und hiedurch scheint eine gewisse Kompensation zur geringen Zunahme des Mesothoraxganglions zu

liegen. Bei kurz vor der Häutung konservierten Exemplaren war die Gesamtgröße desselben Ganglions bereits gleich jener der nach der analogen Häutung konservierten Sphodromantis, mithin der Teilungsschritt in diesem Organe schon erfolgt. Die Zunahme war nicht etwa bloß auf Vergrößerung der Zellen zu setzen, denn die Größe und der Abstand der Ganglienzellkerne war auf diesen Stadien überall identisch. So günstig wie bei den Gottesanbeterinnen liegen die Verhältnisse für eine messende Untersuchung bei den übrigen Orthopteren nicht. Die meisten derselben, welche phyto- oder polyphag sind, pflegen ihre Häute zu verzehren, so daß es schwer fällt, vollständige Serien von Häuten zu gewinnen, auch werden die Häute meist nicht ausgestreckt abgeworfen. Man ist daher oft auf die schwierigere Messung der lebenden Tiere angewiesen oder muß sich mit der statistischen Untersuchung von gesammelten Größenklassen bescheiden. Immerhin berechnet sich aus den zu anderen Zwecken gezüchteten Stabheuschrecken, Dixippus morosus, Mac Bride und Jackson s (1915) ein Progressionsquotient der Gesamtlänge von 1·294. An demselben Tiere stellte stud. Simon Taub noch nicht veröffentlichte Versuche bei verschiedenen Temperaturen an. Einige Stillstände nicht abgerechnet, ergab sich ein Progressionsdurchschnitt von 1·21, bei Abrechnung der Stillstände von 1·265. Ebenfalls noch unpublizierte Beobachtungen bei meiner Aufzucht des wandelnden Blattes, Phyllium siccifolium, haben für die Diagonale des blattartig erweiterten Vorderbeines einen Progressionsquotienten 1·285 ergeben, für die Länge der Tibia des Hinterbeines 1·245, beides Durchschnitte aus je 10 Messungen von Th. Koppányi. Gelegentlich einer Abhandlung über die angeblich im Larvenzustande Ameisen, als Imago Blätter nachahmende Springheuschrecke Myrmecophana (=Eurycorypha) fallax gibt Vosseler (1909) Maße der gezogenen Häutungsstadien. Der Durchschnitt aus den fünf aufeinanderfolgenden Progressionsquotienten berechnet sich für das Pronotum mit 1·236, für die Länge des Vorderbeinschenkels mit 1·264.

Die eingehende Behandlung, welche die Kleiderlaus, Pediculus vestimenti, als unliebsamer Eindringling im Gefolge des Weltkrieges erfahren hat, lieferte für eine Insektengruppe außerhalb der bisher angeführten Geradeflügler, nämlich diesen Halbflügler, Figuren (J. Müller, 1915), deren Ausmessung Progressionsquotienten zu bestimmen erlaubt. Die Durchschnitte dieser, mag Gesamtlänge der Larven Kopf oder Thorakallänge gemessen werden, liegt bei 1·27. Die Hemipteren sind ebenso wie die Orthopteren Insekten mit sogenannter unvollständiger Metamorphose, auch die Imagos sind von den Larvenstadien

nicht wesentlich verschieden (außer was die eventuelle Ausbildung von Flügeln anbelangt). Diese Art des Wachstums stellt jedenfalls einen ursprünglichen Zustand dar, wie wir ihn auch bei den meisten Krustazeen kennen gelernt haben. Gerade so wie bei diesen entspricht nun, wie wir sahen, im Durchschnitte ein Häutungsintervall der Verdoppelung der Masse oder der Zellenanzahl. Es läßt sich also eine gemeinsame Regel für diese beiden Arthropodengruppen formulieren: bei Krustazeen und ametabolen Hexapoden tritt dann eine Häutung ein, wenn sich die Körpermasse verdoppelt und damit die Zellenzahl ebenfalls auf das Zweifache sich erhöht hat. Warum geschieht dies aber? Zunächst ist es klar, daß ein unbegrenztes Größenwachstum bei den hartschaligen Krebsen und den im starren Chitinpanzer eingeschlossenen Ametabolen nicht stattfinden kann, weil diese Tiere über kein Mittel verfügen, um eine ausgiebige Dehnung des Außenskelettes herbeizuführen. Anderseits muß zur Sprengung des Panzers eine besondere Kraft auftreten. Diese dürfte nun in der Kernplasmaspannung gegeben sein, welche zum Zerfalle der aufs Doppelte angewachsenen Zellen führt. Bei der wahrscheinlich im großen ganzen synchronen Eintreffens der Zellteilungen kurz vor der Häutung verstehen wir, daß hiebei die Zersprengung der Hülle durch das ohnehin stark komprimierte, weil im gleichen Raume auf doppelte Masse angewachsene Plasma erfolgen muß. Daß die Kompression des Plasmas allein nicht zur Sprengung führt, das zeigen die Vervierfachungen der Masse, welche ich als Analoga zu einem unterbliebenen und dann simultan mit dem nächsten eintretenden Teilungsschritt aufgefaßt habe. Hinwiederum zeigen die gelegentlich vorkommenden Stillstände in der Größenzunahme von einer Häutung zur anderen wahrscheinlich Folgen eines wieder rückgängig gemachten Teilungsschrittes, wie Häute auch ohne Kompression der plasmatischen Masse abgeworfen werden können. Die Verdoppelung der Masse ist also nicht die unmittelbare notwendige Ursache von Häutungen, sondern diese verdanken bei den hartschaligen Arthropoden ihre Verknüpfung mit der Gewichtsverdoppelung der Unmöglichkeit des Exoskelettes dem Teilungsdrucke zu widerstehen. Ist diese ganze Darstellung begründet, so wird eine Dehnbarkeit der Haut es zu verhindern vermögen, daß bei jedem Teilungsschritte in der Regel der Abwurf erfolgt. Nun besitzen die Insekten mit vollständiger Verwandlung Larven mit dünnen stark dehnbaren Häuten. Die Anzahl der Häutungen ist namentlich bei den im Wasser lebenden eine sehr geringe, wohl auch im Zusammenhange mit der größeren Schmiegsamkeit der Hülle in diesem Medium. So hat der geränderte Schwimmkäfer, Dytiscus marginalis, nach brief-

licher Mitteilung L. Bounures (1913) bloß 2 Larvalhäutungen. Beim Männchen beträgt das Gewicht der Larve nach der ersten Häutung 150 mg, nach der zweiten 595; der Quotient ist 3·94, stimmt mit einem doppelten Teilungsschritt bei einem Fehler unter 1% überein; beim Weibchen ist die Übereinstimmung bis auf 7% genau, es steigt das Gewicht zwischen der ersten und zweiten Häutung von 125 auf 535 mg, also das 4·38 fache, an. Nach der zweiten Häutung der Larve erfolgt die Verpuppung in der Erde; der ausschlüpfende männliche Käfer hatte 1186 mg, also das 1·99fache Gewicht der letzten Larvenstufe, weniger als 1% von der Verdoppelung abweichend. Beim weiblichen Käfer sind die analogen Zahlen 1247 und 2·33; der Quotient weicht um 14% von dem des männlichen ab; gewiß hängen die etwas zu großen Ziffern beim Weibchen mit der Eibildung zusammen. Weitere Untersuchungen an Käfern werden notwendig sein, um zu entscheiden, ob der so starke Wechsel in der Form bei der Metamorphose die Gewichtsverdoppelung bei einem Teilungsschritte der Zellen wirklich nicht stört, oder ob es sich hier nur um zufällige Übereinstimmung gehandelt hat.

Als Haustier unter den Schmetterlingen konnte der Seidenspinner, Bombyx mori, in Massenkulturen gewogen werden. Am genauesten sind die Untersuchungen von Luciani und Lo Monaco (1897), welche die Gewichte von je 1000 Raupen vom Ausschlüpfen bis zum Einspinnen jeden Tag bestimmt haben. Diese Raupen machen vier Häutungen durch. Da jedoch nicht alle am selben Lebenstage diese absolvieren, so entsteht, ebenso wie wir das an den Größenklassen der Warren schen Daphnia magna erörtert haben, eine kleine Unschärfe in der Zuordnung des Gewichtes zur Häutungsstufe, die aber nicht mehr als einen Tag ausmachen darf. Am 28. Lebenstage, mit Absolvierung der vierten Häutung verzeichnen die genannten Autoren 746·5 g für die 1000 Raupen und da am vorhergehenden Tage 816·0 angegeben werden, am 29. aber schon 877·2, so werden wir nicht fehl gehen, wenn wir die mittelstehende kleinere Zahl 746·5 als richtigen Ausdruck für alle purgierten und der alten Haut entledigten Raupen ansehen und für eine Berechnung der Teilungsschritte, die seit den früheren Häutungen verflossen sind, zum Ausgangspunkte nehmen Die Division dieser Zahl durch 4 trifft auf das Gewicht zwischen 20. und 21. Lebenstag, ersterer als Beendigung der dritten Häutung angegeben. Abermalige Division durch 4 trifft knapp hinter den 14. Lebenstag und der 13. erscheint als jener der zweiten Häutung verzeichnet; durch 8 dividiert gibt die letzte Gewichtszahl ein Gewicht zwischen jenem des 7. und 8. Tages, ersterer als Beendigung des ersten Häutungsprozesses angegeben. Schließlich führt eine Division

durch 16 zum Gewichte der aus dem Ei ausschlüpfenden Räupchen mit einem Fehler von bloß 3%. Da die Insekten sehr oft zugleich mit dem Verlassen des Eies häuten, so ist auch dieses Zusammentreffen des Intervalles mit einer Potenz von 2 kaum Zufall. Der Seidenspinner würde also vom Ausschlüpfen zur ersten Raupenhäutung $16 = 2^4$mal das Gewicht oder die Anzahl der Zellen vermehren, 4 Teilungsschritte jeder Zelle absolvieren; von der ersten zur zweiten Raupenhäutung $8 = 2^3$mal, was 3 Teilungen entspräche, von der zweiten zur dritten und von der dritten zur vierten wären $4 = 2^2$ oder 2 Teilungsschritte. Wahrscheinlich findet dann bis zur Verpuppung abermals ein Teilungsschritt statt, denn nach Purgation und Spinnen des Kokones ist das Gewicht der noch in der alten Raupenhaut liegenden Puppen etwas über das Doppelte der Raupen kurz nach der vierten Häutung (Zahlen siehe 1 Vitalität, Tabellen-Tafel V). Dieselbe Anzahl Teilungsschritte berechnen sich aus den Längenmessungen Bolles (1908) für dieselbe Raupe (seine Länge für die erste Häutung ist mit 0·7 mm gewiß zu klein gemessen, denn nach der Gewichtszuordnung wäre 0·8 zu erwarten, was dann mit den Teilungsschritten übereinstimmt). Für einen anderen Nachtfalter, den Ringelspinner, Malacosoma neustria, haben Steche und Waentis allerdings bloß nach wenigen Wägungen für ein Tier der dritten Häutung 0·093 g, der vierten 0·206, der fünften, letzten Raupenhäutung 0·43 angegeben; die Zahl für die vierte Häutung gibt durch 2 dividiert 0·103, mit 2 multipliziert 0·412, es sind also die Häutungen fast genau durch Gewichtsverdoppelung getrennt und je einem Teilungsschritt. Gelegentliche Angaben Geyers (1913) über Gewichte verschiedener Häutungsstadien bei einem Abendfalter, dem Ligusterschwärmer, Sphinx ligustri, sind leider nicht gut verwertbar, weil die Raupen anscheinend nicht alle gleich nach der jedesmaligen Häutung, sondern bloß nach 24stündigem Hungern gewogen worden sind. Immerhin berechnet sich das Gewicht nach dritter Häutung = 1·0116 g durch zweite Häutung 0·0305 g als $32 = 2^5$ mit einem Fehler unter 2%; zweite und erste Häutung (0·00607) weicht allerdings um fast 20% von $4 = 2^2$ ab, erste Raupenhäutung zu eben geschlüpften Räupchen (0·00155) ergibt diese selbe Zahl mit bloß 2% Fehler. Die wenigen gewogenen und nicht genau dem Häutungstage nach bestimmten Raupen nach der vierten Häutung lassen keine sichere Bestimmung der Anzahl von Teilungsschritten für das vorangehende Intervall zu, doch können es nicht mehr als zwei sein, wahrscheinlich bloß eines, da die daraus hervorgehende Puppe das doppelte Gewicht der dritten Häutung kaum überschreitet. Für Tagfalter habe ich keine Gewichtsbestimmungen

gefunden. Hingegen hat Tannreuther (1910) die Längen der Raupen des Rübsaatweißlings, Pieris rapae, auf den fünf Larvenstadien gemessen und seine Durchschnittszahlen ergeben eine gute Annäherung an eine Progression mit dem Quotienten 2.[1]) Erinnern wir uns, daß wir jetzt Formen mit dehnbaren Larvenhäuten haben und es sich um Längen handelt, so würde dieses Ergebnis bedeuten, daß zwischen den Stadien des Rübsaatweißlings je drei Teilungsschritte vollzogen werden; haben wir doch bei den Arthropoden mit starrer Kutikula von Häutung zu Häutung Längenprogression von $1{\cdot}26 = \sqrt[3]{2}$ gehabt. Dreimalige Wiederholung der Progression 1·26, ehe eine neue Häutung eintritt, ist gleichbedeutend mit $1{\cdot}26^3$ = Verdoppelung der Länge oder $2^3$ = Verachtfachung des Gewichtes. Wir werden also in der Erwartung nicht getäuscht, daß die Längenquotienten für dehnbare Larven meist über 1·26, besonders Potenzen dieser Zahl sind. Weitere Beispiele dieses Verhaltens wären bei den Fliegenmaden zu finden, so sind nach Pantels Befunden an dem parasitischen Thrixion Halidayanum die eben geschlüpften Maden durchschnittlich 1·2 mm, zwischen erster und zweiter Häutung 3 mm, zwischen zweiter und Nymphose 10 mm lang; was mit 3 + 6 Teilungsschritten übereinstimmen könnte (denn $10 : 2^2 = 2{\cdot}5$; $2{\cdot}5 : 2 = 1{\cdot}25$), doch macht die wechselnde Breite und die nicht individuell beobachtete Häutungsfolge genaue Angaben unmöglich. Ähnliche Angaben für Muscae soll Leuckart (1851), für Volucella Künckel d'Herculais (1875) gemacht haben. Aus der Imkerliteratur werden sich wohl auch für die Bienen verwertbare Messungen und Wägungen heranziehen lassen.

---

[1]) Die einzige überhaupt wesentliche Abweichung der Zahlen, nämlich die Raupe des III. Häutungsstadiums mit 3¼ mm beruht nach brieflicher Mitteilung Tannreuther's vom 29. Jänner 1921 auf einem Druckfehler; sie soll 4½ heißen.

# 10. Formprogression der Wirbeltiere. Häutungsprogression von Lurchen und Kriechtieren.

In einem Budapester Museum, so erzählt eine, wenn nicht wahre, so gut erfundene Anekdote, zeigt ein Fremdenführer den Schädel Kara Mustaphas. Auf die Einwendung eines Besuchers, ein solcher sei ihm bereits andernorts vorgewiesen worden, erwidert der schlagfertige Cicerone, dieser stamme aus einem anderen Lebensalter des türkischen Paschas. Die Möglichkeit, zwei Schädel von demselben Körper zu erhalten, berührt uns komisch und läßt uns die Antwort nicht ernst nehmen. Mit Recht, denn bei den Wirbeltieren, zu denen ja der Mensch zu zählen ist, gibt es keine vollständige Auswechslung einmal gebildeter Stützgewebe. Während bei den warmblütigen Wirbeltieren auch die Oberhaut allmählich, d. h. nicht in einem Stücke, abgestoßen wird, ist bei den kaltblütigen das Vorkommen von Häutungen die Regel. So ist bei den Amphibien „das Epithel nach außen durch eine sehr dünne Hornschicht abgeschlossen, die zeitweilig im Zusammenhang abgeworfen wird" (R. Hertwig, Zoologie, 1912, S. 541). „Die gesamte Hornschicht der Lepidosaurier ist nach außen durch eine Lage fest aneinanderschließender verhornter Zellen zusammengehalten, die Pseudocuticula, welche, obwohl sie nicht ein Ausscheidungsprodukt von Epithelzellen ist, sondern selbst aus Zellen besteht, vielfach Cuticula genannt wird. Sie ist nach außen von einer echten, aber sehr unscheinbaren Cuticula überzogen. Da nun alle verhornten Zellen abgestorben sind und einer periodischen Erneuerung bedürfen, wird die Hornschicht bei den Schlangen und vielen Sauriern im Zusammenhang (Natternhemd) alljährlich abgeworfen und durch eine neue ersetzt." (Das. S. 572.) „Während der Dauer dieser periodischen Häutungen, welche trotz ihres verschiedenen histologischen Charakters denen der Arthropoden sehr ähnlich sind, kränkeln die Tiere und sterben namentlich in der Gefangenschaft leicht ab" (das. S. 573). Wenn sich diese Wirbeltierhäutungen nicht wie bei

den Arthropoden auf eine Auswechslung der gesamten Gewebe, sondern bloß auf einen Teil beschränken, so zog ich daraus den Schluß, daß hier eine Verdoppelung des ganzen Gewichtes von Häutung zu Häutung nicht stattfinden würde. Es wäre vielmehr zu erwarten, daß neben den fortdauernd im Körper bleibenden Teilen, welche Friedenthal (1910) als „Ballast" bezeichnet (ein Ausdruck, der freilich von Brandt und Welcker, 1903, früher in anderem Sinne, nämlich für die Exkremente, Futterreste usf. im Tierkörper gebraucht worden war), die sich auswechselnden und hiebei an Anzahl von Häutung zu Häutung vermehrenden Hautzellen bloß eine quantitativ geringe Rolle spielen. Ihre Verdoppelung selbst würde nicht ausreichen, um das Gesamtgewicht auch zu verdoppeln. Der Quotient der Häutungsprogression müßte unter dem für die Arthropoden gültigen zurückbleiben und nur bei der abgeworfenen Haut selbst könnte die Verdoppelung auftauchen. Beabsichtigte, durch äußere Umstände verhinderte Versuche an unserem Feuersalamander sind, wie mich Einsicht in die Literatur zeigte, insoferne vorweggenommen worden, als für den amerikanischen Molch Diemyctylus viridescens Wägungen durch A. Springer (1909) vorliegen. Aus diesen habe ich (1919) durch entsprechende Berechnung den durchschnittlichen Häutungsquotienten 1·089 für gut gefütterte, 1·078 für weniger genährte erhalten. Ganz ähnliche Werte habe ich an Ringelnattern, Tropidonotus natrix, aus eigenen Wägungen der ersten vier Häutungen aus dem Ei gezogener Schlangen erhalten, durchschnittlich 1·089 für gut gefütterte Exemplare. Sowohl bei Amphibien als auch bei Reptilien ist also die Erwartung bestätigt worden, daß hier die Häutungsprogression für Gesamtgewicht weit unter Verdoppelung liege, nämlich bei 1·089 statt 2. Bei meinen Ringelnattern habe ich auch versucht, Längenzunahmen zu bestimmen, aber die Quotienten, welche ja dritte Wurzeln aus 1·089 ähnlichen Zahlen sein sollen, sind offenbar zu klein, um Meßfehler zu übertreffen. Hingegen vermag ich auf indirektem Wege zu beweisen, daß für die Längenzunahme tatsächlich ein so kleiner Quotient gilt. Wie früher erwähnt, entsprechen die verwandelten Molche, um welche es sich auch bei Springer gehandelt hat, dem Gesetze der Zunahme des Gewichtes in der dritten Potenz der Länge. Mithin muß auch rücksichtlich des Gewichtes bei den Häutungen dasselbe gelten und von Häutung zu Häutung die Längenzunahme der dritten Wurzel aus 1·089 = 1·029 entsprechen. Um womöglich weiteren Einblick in die Umwechslung der Zellen bei den Wirbeltierhäutungen zu erlangen, habe ich auch die abgeworfenen Häute der Nattern gewogen. Hiebei ergab sich jedoch eine große Schwierigkeit in dem stark wechseln-

den Feuchtigkeitsgehalte derselben, es gelang mir nicht, ganz konstante Gewichte zu bekommen, selbst wenn die Häute im Exsikkator gehalten worden waren. Der Durchschnitt für die Progression von der ersten zur zweiten Häutung ist 1·38;[1]) von der zweiten zur dritten erfolgt eine Abnahme mit dem Quotienten 0·86, von der dritten zur vierten eine Zunahme mit 1·10. Der Generaldurchschnitt steht etwas über dem für das Gesamtgewicht mit 1·12.

Auffallenderweise entsprechen den Abnahmen der Hautgewichte von der zweiten zur dritten Häutung die größten Gesamtgewichte derselben Häutungsepoche. Die Abnahme des Gewichtes der abgestreiften Haut kann also keinesfalls auf zu geringe Nahrung zurückgehen; es macht vielmehr den Eindruck, als ob während dieser Wachstumsperiode andere Teile mehr als die Oberhaut gewachsen wären. Hier liegt ein weites Feld für Untersuchungen offen, die sich mit der Beziehung des Wachstums anderer Gewebe zu den Häutungen der Wirbeltiere zu beschäftigen hätten. Wir sehen nun, wie die sehr einfachen Sätze, welche sich auf das Verhältnis zwischen Länge und Masse, die Beibehaltung fixer Zellgröße bei synchroner Teilung aller Körperzellen und den Zusammenhang der Teilungsschritte mit den Häutungen bei Arthropoden aufstellen ließen, auf die viel komplizierteren Vorgänge im Wirbeltiere zwar auch Anwendung werden finden können, aber doch weiter ausgebaut werden müssen, um den besonderen Verhältnissen gerecht zu werden. Es gibt gewisse Gewebselemente, die bezüglich ihres Wachstums Besonderheiten nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch bei Wirbellosen, z. B. Arthropoden, zeigen und auch bei diesen eine gesonderte Betrachtung erheischen. Es sind vor allem die nervösen Zellen, die sich deshalb dem allgemeinen Schema der Gewichtsverdoppelung zwischen zwei Häutungen nicht fügen, weil sie früher als die anderen Gewebe ihre Teilungsfähigkeit einbüßen. So sahen wir, daß nach Szterns (1914) Messungen an Sphodromantis das Mesothoraxganglion bei den Häutungen nicht nach allen Dimensionen sich teilt, sondern abwechselnd die Richtungen ausläßt. Auf diese Art persistieren jedoch während des Wachstums keine Ganglienzellen und hiemit scheint das Erlöschen von Erinnerungen zusammenzuhängen. An der Sphodromantis sind in unserer Anstalt Beobachtungen gemacht worden (vgl. Przibram, 1921, Acta zool.), daß induzierte Instinktänderungen in der letzten Zeit vor der Häutung wieder rückgängig werden, was mit einer Auswechslung

---

[1]) Anm.: In der Ringelnatterarbeit ist S. 553, Tabelle 2, ein Druckfehler zu verbessern: die Quotienten II. H. : III. H. sind irrtümlich als III. H. zu II. H. bezeichnet.

der beeinflußten Ganglienzellen zusammenstimmen könnte. Ich bringe überhaupt die Zunahme der Gedächtnisfunktionen bei den höheren Tieren mit dem Erlöschen der Teilungsfähigkeit der Nervenzellen in Zusammenhang. Eine sich teilende Zelle wird einen erhaltenen Eindruck nicht mehr beibehalten, da sie durch einen völligen Reorganisationsprozeß zu laufen pflegt. Selbst bei den Einzelligen liegt hierüber die Beobachtung Metalnikoffs (1907) vor, daß die Verweigerung weiterer Karminkörner mit diesen überfütterter Paramaecien nach der Teilung der Infusorien aufhört. Kürzlich habe ich darauf hingewiesen, daß beim Menschen das Gedächtnis nicht viel über das vierte Lebensjahr zurückreicht, in früheren Jahren einwirkende Eindrücke jedoch wahrscheinlich wegen der noch vorkommenden Teilungen und Auswechslungen von Ganglienzellen wieder verloren gehen. In diesem Zusammenhange erscheint es sehr interessant, die Anzahl der gleichzeitigen Mitosen im Gehirne und sonstigen Nervenansammlungen der Säuger kennen zu lernen, um konkrete Beweise für die Abnahme der Teilungsanzahl mit dem Alter zu bekommen. Donaldsons (1915) vortreffliche Zusammenstellung aller bis dahin bekannten Daten für verschiedene anatomische und physiologische Verhältnisse der Ratte ist (S. 42 nach Allens u. a Untersuchungen) zu entnehmen, daß die im Fötus ungeheuer große Mitosenanzahl des Gehirnes im Kleinhirne bis zum siebenten Tage nach der Geburt noch im Steigen, am zwölften aber bereits stark gesunken und am 25. Tage Null erreicht hat. Im Großhirne ist die Mitosenanzahl am sechsten Tage bereits auf die Hälfte der früheren Tage nach der Geburt gefallen, vom 20. Tage an sind nur wenige Mitosen anzutreffen, diese geringe Menge aber auch noch am 25. Tage konstatierbar. Einer anderen Stelle des Donaldsonschen Buches (S. 64) zufolge entspricht einem Alter von 25 bis 26 Tagen bei der Ratte ein zweijähriges Kind beim Menschen, was nicht bloß für die relative Länge der Entwicklungsstadien durch Multiplikation des Rattenalters mit 30 abgeleitet werden kann, sondern auch insbesondere für den Wassergehalt des Encephalon beider Arten zutrifft, der $81{\cdot}2 \pm 0{\cdot}1$ gefunden wurde. In die Zeit nach dem 25. Lebenstage der Ratte fällt dann das Erlöschen der Mitosen und das würde mit dem dritten Lebensjahre des Menschen zu parallelisieren sein, von dem an eine Austilgung gewonnener Eindrücke nicht mehr stattfindet. Bis zum 20. Tage nimmt nicht bloß die Anzahl der Nervenzellen, sondern auch deren Größe bei der Ratte zu und dementsprechend auch die Größe der Zellkerne. Auch hiefür gibt Donaldson (S. 43) Beispiele nach Messungen (Addisons, 1911) der Purkinjeschen Zellen des Kleinhirnes. Nachher sollen die Größen sich nur mehr wenig ändern; da auch

die Anzahl der geringen Mitosenzahl halber kaum zunimmt, so muß da die definitive Größe des Hirnes fast ganz erreicht sein.

Tatsächlich geht auch das Gewicht des Gehirnes dem Körpergewichte nicht parallel, sondern steigt (D. S. 91) zuerst sehr steil an und biegt zwischen 20. und 30. Lebenstag der Ratte zu langsamerer Zunahme ab. Die Rückenmarkskette ergibt keine so ausgesprochene Kurve. Das Gewicht des ganzen Rattenkopfes macht von der Geburt bis über den 20. Tag ein Fünftel des Gesamtgewichtes der Ratte aus, sinkt dann bis zum 70. Tage auf ein Zehntel und bleibt dann in diesem Verhältnis bis zu Ende. Da die knöcherne Schädeldecke nicht einmal 1% des Körpergewichtes erreicht (D. S. 83, Tab. 55) und das spezifische Gewicht des Gehirnes mit 1·05 bis 1·056 (Reichardt, 1906 in D. S. 41) vom Durchschnitt des Gesamtkörpers kaum abweichen kann, so ist die anfängliche Präponderanz des Kopfes namentlich auf die Zunahme des Gehirnes zurückzuführen. Im Gehirne gehen fortschreitend chemische Veränderungen vor sich, welche vornehmlich in der Zunahme von Phosphatiden auf Kosten der Proteïne bestehen (D. S. 182, Tab. 80). Das ursprünglich proteinreiche Plasma der Gehirnzellen geht also in eine weniger proteinreiche, mehr mineralisierte Masse über. Ebenso wie bei der Ratte verhält sich das Hirngewicht für verschiedene absolute Größe des Tieres innerhalb jeder anderen Wirbeltierart, denn Kellicott (1908, S. 339, Tab. 1) hat die bekannten Daten für Mensch (Welcker und Brandt, 1902, Vierordt, 1906), Hund, Huhn (W. u. B., 1902), Frösche (Donaldson, 1898, 1908), Salamander, Stichling (W. u. B., 1902) und seine eigenen für den Hundshai, Mustelus canis (S. 355, pl. 1) auf Prozente der Körpergewichte umgerechnet und überall die sehr starke Abnahme dieser Prozentzahlen mit der Größe des Individuums klar gemacht. Wenn wir diese Abnahme der relativen Hirngröße mit dem Sistieren der Zellteilungen in Zusammenhang bringen, so muß der Nachweis geführt werden, daß nicht etwa die einzelnen Zellen im Laufe des Wachstums an Größe abnehmen, sonst könnte ja relative Abnahme trotz Vermehrung der Zellenzahl stattgefunden haben. Direkte Messungen von Nervenzellen des Gehirnes verschiedenalteriger Exemplare derselben Tierart kenne ich nur von der Ratte, bei der sogar nach dem zitierten Buche Donaldsons eine Zunahme der Zellgröße bis zum 20. Tage statthat. Verschieden große Exemplare derselben Tierart zeigen Unterschiede in bezug auf die Größe homologer Ganglienzellen, indem z. B. zum größeren Hunde, 23 kg Körpergewicht, ein Durchmesser der größten Ganglienzelle von 79·7 μ, zum kleineren von 3·7 kg 68·6 μ gehört. Levi (1905, 1906), dem wir die Messungen verdanken,

hat bei einigen Säugetieren solche Messungen ausgeführt und dabei den von Hardesty (1902) aufgestellten Satz bestätigt, daß zur größeren Art die größere Ganglienzelle gehört. Hardestys Messungen hatten sich von der Fledermaus, Atalapha cinerea, mit 31·5 μ größten Durchmesser der motorischen Nackenganglienzellen bis zum Elefanten, Elephas indicus, mit 81·1 μ erstreckt; Levi (1905) hatte bei der Spitzmaus, Pachiura, 26·5 μ gefunden; auch bei Fröschen (Donaldson) und Wirbellosen (Enriques, 1908) steigt die Ganglienzellgröße mit der Größe der Art. Levi (1905) machte aufmerksam, daß ebenso wie die Ganglienzellen auch Nervenfasern, Linsenfasern und vielleicht Muskelfasern bei steigender Körpergröße der Tierart zunehmen, während Drüsen und Epithelzellen nicht nur innerhalb derselben Spezies, sondern selbst bei verwandten, aber verschieden großen Tierarten eine fixe Größe zu behalten trachten. Diese Verschiedenheit führt er direkt auf den Unterschied in der Teilungsfähigkeit zurück, indem die nach ihrer erstmaligen Differenzierung sich nicht mehr teilenden Ganglien-, Nerven-Linsen- und Muskelzellen (für letztere neuerdings durch Otto Weiss 1921 am Karpfen bestätigt) an Größe zunehmen, die stets sich fortteilenden Drüsen- und Epithelzellen bei den Teilungen wieder auf das ursprüngliche Maß zurückfallen. Dies gilt für die immer neu aus ihren Bildungszellen entstehenden roten Blutkörperchen (Leeuwenhock, Hales, Young, Pearson vgl. Thompson S. 36), welche mit dem Alter des Tieres eher kleinere Oberfläche aufweisen (Kaninchen — Lange, 1919). Jedoch für die Epithelzellen der Darmpartie nahe am Pylorus gibt Berezowski (1910) Verdoppelung der Zellänge bei unveränderter Breite an, wenn die Maus vom zehnten Tage bis zum fünften Monate das Körpervolumen fast versechsfacht hat. Im Laufe des individuellen Wachstums nehmen also auch die teilungsfähigen Zellen bedeutend an Länge zu, wie wir auch an Daphnia sahen. Jedenfalls findet keine Abnahme der Nervenzellgröße mit fortschreitendem Wachstum statt. Bezüglich aller Ganglienmessungen möchte ich bemerken, daß nicht etwa eine gerade Proportion zwischen Körpergewicht und Zelldurchmesser oder der dritten Potenz dieser Länge besteht. Die Zunahme an Ganglienröße ist weitaus geringer, als dem Gewichtsverhältnis der verschieden großen Tiere entsprechen würde. Die von Hardesty für die Maus angegebene Ganglienlänge von 36·8 μ ist die Hälfte der von demselben für den Ochsen mit 72·4 μ gemessenen, der Ochse ist aber natürlich nicht bloß zweimal so lang als eine Maus! Ähnlich verhält es sich mit den Linsenfasern, die nach Untersuchungen Rabls (1900) an verschieden großen Säugetieren geradezu als Beispiel fixer Zellgröße verwendet worden ist, ebenso wie

nach Hardesty mehr Wert auf die Ähnlichkeit der Größe von Ganglienzellen aller Säuger gegenüber der doch relativ geringen Zunahme mit zunehmender Tiergröße gelegt werden könnte. Diese sicher bestehende Verschiedenheit hätte nach Levi (1906) die Bedeutung, einer größeren Anzahl von Nervenzellen die gegenseitige Verbindung zu ermöglichen. Da nämlich mit zunehmender Größe der Tierart offenbar eine größere Anzahl von Ganglienzellen vorhanden sein werden, so wäre eine größere Anzahl Verbindungsausläufer notwendig, um jede Zelle mit jeder anderen zu verbinden.

Für den Frosch hat Gaule (1889) nach Birges (1882) Zählungen von Nervenfasern und Ganglienzellen auf verschiedenen Höhen des Rückenmarkes nachgewiesen, daß tatsächlich die Anzahl Fasern mit der Anzahl Zellen direkt korreliert ist, also diese Voraussetzung zutrifft.

Da zur Ausbildung von Assoziationen und komplizierten Reflexen, wie sie die höheren Wirbeltiere besitzen und zum Bestehen notwendig haben, eine gewisse Anzahl von Ganglienzellen notwendig sein wird, die untereinander genügende Verbindungen eingehen sollen, so geht aus der nur so außerordentlich langsam mit der Tiergröße abnehmenden Gangliengröße hervor, daß eine untere Grenze für die Funktionsfähigkeit des Gehirnes erreicht werden wird, ehe noch die sonstigen Organe des Tieres versagen, welche noch bei geringerer Zellenzahl fortarbeiten können. In diesem Zusammenhange habe ich schon bei meinen einleitenden Vorlesungen in die experimentelle Morphologie der Tiere (1904) der Tatsache Erwähnung getan, es seien die Köpfe kleinerer Warmblüter verhältnismäßig größer als jene großer. Dies gilt nicht bloß für die Altersstufen desselben Säugetieres oder Vogels, sondern auch für verschieden große Spezies naher Verwandtschaft. Spitzmäuse; Mäuse; kleine Singvögel, z. B. Rotkehlchen, Goldhähnchen; Kolibri haben die relativ größten Köpfe, welche der Rumpflänge gleichkommen können. Auch das Auge scheint behufs voller Funktion nicht unter eine bestimmte Größe herabsinken zu können, einer genügenden Anzahl von Zellen konstanter Dimensionen zu bedürfen. Die bald völlig verknöcherte Schädelkapsel muß anderseits ein Hemmnis für die Zunahme des eingeschlossenen Gehirnes, mithin eine obere Grenze für dessen Wachstum bilden. Während die Standhöhe des Europäers von der Geburt bis zum 11. Lebensjahr 2½mal zunimmt, vergrößert sich der die Schädelkapsel umspannende Kopfumfang bloß 1½mal (Daffner, 1902, Tab. S 323) und ähnlich verhält es sich im späteren Wachstum (13 bis 22 Jahre, ebenda, Tab. S. 392). Damit sind wir wieder zur Präponderanz des Kopfes auf jüngeren, kleinen Stadien zurück-

geführt worden und sehen eine plausible Erklärung für diese Erscheinung. Wollen wir sie auch auf niedrigere Tiere erstrecken, so werden wir namentlich die Notwendigkeit, genügende Anzahl von Zellen für die vielen Kopforgane zu bilden, bei Insekten auch die bedeutendere Härte des Kopfchitins heranziehen können. Das ist nicht etwa eine teleologische Erklärung, denn wenn keine genügende Zellenanzahl da ist, so wird eben ein funktionierender Körper nicht entstehen Der Weg, auf welchem es dem Kopfe ermöglicht wird, das verfügbare Stoffmaterial zunächst für sich in Anspruch zu nehmen, ist ein sehr einfacher: bei allen mit gut ausgeprägter Längsachse ausgestatteten Metazoen beginnt die Entwicklung am Kopfende und schreitet schwanzwärts weiter fort. Die kopfbildenden Regionen haben also eine größere Entwicklungsgeschwindigkeit und ihnen wird vorerst der Stoffwechsel zugute kommen. Dieses sehr interessante, wie wir bei Besprechung der Heteromorphosen sehen werden, für die spezifischen Formen wichtige Gesetz ist leider quantitativ noch nicht durchgearbeitet worden, wie ja die ganze Frage der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit der Teile zwar von Mehnert in seiner „Kaenogenesis“ behufs phylogenetischer Spekulation behandelt, sonst aber kaum beachtet worden ist. Die Kopfsegmente sind, wenn man so sagen will, die ältesten, die Schwanzsegmente die jüngsten in der Ontogenese; umgekehrt stellen in der Phylogenese die Kopfsegmente die jüngsten, weitest differenzierten Teile, die Schwanzsegmente die ältesten, ursprünglichsten, einfachsten dar. Infolge der rascheren Entwicklung des Kopfendes durchlaufen die Kopfsegmente bis zur Geburt mehr Entwicklungsstufen und erreichen die höhere Differenzierung, haben das raschere Wachstum, müssen aber dann, wenn sie den Höhepunkt des Wachstums überschritten haben, und fest differenzierte Organe ausgebildet worden sind, hinter dem übrigen Körper zurückbleiben, dessen Segmente langsamer wuchsen, aber auch dementsprechend länger die Wachstumsfähigkeit beibehalten haben. Wie für die Segmente, verhält es sich auch mit den Organsystemen: wo die raschere Entwicklung statthat, da kommt es auch zur früheren Abscheidung der Apoplasmen, bei den Wirbeltieren namentlich der Knochen. Die Verknöcherung beginnt kopfwärts und schreitet gegen das Schwanzende zu fort, so daß bei den Reptilien oft die letzten Wirbel noch zeitlebens knorpelig bleiben. Bei den Warmblütern wird die Skelettbildung früh durchgeführt und kurz nach der Geburt ist schon der relative Höhepunkt gegenüber den anderen Geweben erreicht. So haben Jackson und Lowrey (1912) bei der weißen Wanderratte an neugeborenen 17%, an einwöchigen 18% Skelettgehalt gewogen,

der dann allmählich bis auf 10% in der erwachsenen Ratte sinkt. Die Geschwindigkeit und die Beendigung des Wachstums sind die weiteren Probleme, auf die uns unsere Betrachtungen der Beziehung zwischen Längen und Gewichten, Zellgröße und Teilungsfähigkeit geführt haben. Diese Probleme sollen im nächsten Kapitel angegangen werden.

# 11. Absolute Zuwachsgeschwindigkeit.

Die Veränderung der Größe und Form von Lebewesen erfolgt in einer für uns meßbaren Zeit. Nur im Mythos konnte die menschliche Gestalt der Pallas Athene plötzlich in fertigem Zustande dem Haupte des Zeus entspringen. Ebensowenig wie Rom an einem Tage, kann der komplizierte menschliche Körper in dieser Zeitspanne gebaut werden. Mögen nun kleinere und vor allem einfachere Lebewesen auch in Bruchteilen dieses Zeitmaßes ihre Entstehung nehmen und ihr Wachstum vollenden, so läßt sich doch immer der Weg messend verfolgen, den die einzelnen Punkte der wachsenden Masse in einem entsprechend klein gewählten Zeitraume zurücklegen. Vergrößert sich ein Körper in einer Richtung um die Zuwachsstrecke s in t Zeiteinheiten, so erhalten wir die Geschwindigkeit v des Zuwachses als den Quotienten von Weg durch Zeit, also $v = s : t$. Beim gegenwärtigen Aufschwunge der Relativitätslehre braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden, daß diese Messung von einem im Innern des Körpers liegenden Bezugspunkte ausgehen und von Bewegungen des ganzen Lebewesens im äußeren Raume unabhängig sein muß. Bei kugeliger Gestalt der Ausgangszelle müßten bei proportionaler Vergrößerung alle Radien gleich schnell wachsen, v konstant sein, und mit der Messung des Zuwachses eines Radius wären alle anderen sowie Volums- und unter der Voraussetzung bekannten spezifischen Gewichtes (meist 1) Gewichtszuwachs mitgegeben. Natürlich könnte man in diesem einfachsten Falle auch umgekehrt durch Bestimmung des Gewichtszuwachses die Geschwindigkeit des Radialwachstums nach der Formel für die Kugel $v = \frac{4}{3} \pi r^3$ berechnen. Da jedoch solche Kugelformen bloß bei den der Wägung schwer zugänglichen Einzelligen wirklich realisiert sind, so haben wir uns jenen Fällen zuzuwenden, in denen nach Durchlaufung von Furchungs- und Embryonalstadien nach den Radien differente Formen entstehen und zunächst deren proportionales Wachstum zu betrachten. Soll die Ähnlichkeit der äußeren Form trotz verschiedener Länge der von einem inneren Bezugspunkte an die äußeren Begrenzungen

gezogenen Radien gewahrt bleiben, so darf die Zuwachsgeschwindigkeit nur bei jenen Radien gleich groß sein, deren Länge zu Anfang der Messung ebenfalls gleich groß war. Hingegen muß der Zuwachs in der Zeiteinheit bei solchen Radien, die zu Anfang der Messung länger waren, eben in demselben Verhältnis größer sein, und jener, die vorher kürzer waren, in eben diesem Verhältnis kleiner. Man kann sich durch eine Zeichnung leicht davon überzeugen, daß dem so ist. Würde die Zuwachsgeschwindigkeit in den ungleichen Radien dieselbe sein, so würde sich die äußere Form immer wieder einer Kugel nähern, weil sehr bald die absolut kleinen Anfangswerte der verschiedenen Radien von der Hinzufügung gleicher Zuwachsstrecken überflügelt und verwischt würden. Die lineare Zuwachsgeschwindigkeit ist also beim Lebewesen, das im Wachstum begriffen ist, nach verschiedenen Richtungen eine verschieden große, diese Verschiedenheiten stehen aber in einem konstanten Verhältnis zueinander, so daß wieder bei Kenntnis der Zuwachsgröße eines Radius und des Größenverhältnisses zweier Radien die Zuwachsgröße des zweiten Radius mitbestimmt ist. Da die Summe der Zuwachsgrößen aller Radien gleich ist dem Volumszuwachse, so kann auch der diesem entsprechende Gewichtszuwachs verwertet und der Zuwachs der Hauptlänge aus der uns bekannt gewordenen Formel $l = \sqrt[3]{P}$ berechnet werden. Die Massenzunahme der Organismen beruht bekanntlich auf der Umformung und Angliederung von Nahrungsstoffen; es handelt sich demnach beim Gewichtszuwachse um die Geschwindigkeit dieser stofflichen Vorgänge. Chemische Prozesse können entweder eine gleichbleibende Geschwindigkeit des Massenzuwachses haben, wie die elektrochemischen Umsetzungen, bei welchen in gleicher Zeit unter sonst gleichen Umständen gleiche Mengen des Reaktionsproduktes gebildet werden, oder die Geschwindigkeit ändert sich im Laufe der Reaktion. Ein solches Beispiel liefert die Autoxydation des Leinöles (nach Genthe, 1907; Literatur für diese und folgende Angaben siehe Vitalität, Kap. VI). Anfangs ist dieselbe gering, steigt dann rascher an, um nach Umsetzung der halben Stoffmenge wieder langsamer zu werden. Solche Kurvenverläufe, die als S-förmige bezeichnet werden, erklären sich aus der Bildung von Reaktionsprodukten, die selbst wieder auf den ersten Prozeß beschleunigend einwirken, bei Ausbleiben von neuer Stoffzufuhr aber dann um so rascher zur Abnahme des Zuwachses führen. „Autokatalytisch“ dürfte nach Loebs Vorstellung die Zunahme der Kernsubstanz bei den aufeinanderfolgenden Furchungsstadien der Embryonen sein; hier bildet jeder geteilte Kern

wieder Stoffe, die eine beschleunigte Bildung von Kernsubstanz gestatten, endlich sind aber die im beschränkten Raume des Eies vorhandenen Baustoffe erschöpft und eine weitere Zunahme ist nur bei Nahrungsaufnahme von außen möglich (wofür in den dotterreichen Eiern noch der Dotter einzuspringen vermag). Angeregt durch Loeb s Idee haben unabhängig voneinander Wolfgang Ostwald (1908) und T. B. Robertson (1908) es versucht, die allgemeine Kurve des tierischen und pflanzlichen Wachstums als eine autokatalytische darzulegen und dazu ein umfangreiches, aber, wie sich bei kritischer Betrachtung zeigt, recht ungleichwertiges Material beigebracht. Beide Forscher bringen Abbildungen und Berechnungen von Wachstumskurven mit S-förmigem Verlaufe, die sich teils auf Gewichts-, teils auf Längenzuwachs beziehen.

Robertson (1908) gibt die Formel $\log \frac{x}{A-x} = k\ (t-t_1)$, wobei x Gewicht oder Volumen des Wachstums, das zur Zeit t erreicht wurde, A Gesamtbetrag des Wachstums während des betreffenden Wachstumszyklus, $t_1$ Zeit, zu welcher dieses Wachstum halb vollendet ist, bedeutet. Hans Friedenthal (1909) hat gegen beide Publikationen folgende Einwände gemacht:

a) Manche der von Ostwald gebrachten Kurven zeigen keinen S-Verlauf, es wird bloß supponiert, daß zu dem gezeigten aufsteigenden Schenkel des S auch ein absteigender gehöre (z. B. Gewichtsvermehrung des Karpfens, Tafel VI, Fig. 17); bei Robertson seien zwar überall beide Schenkel vorhanden, aber es sei nicht richtig, daß, wie er angibt, das steilste Kurvenstück in die Mitte der Wachstumszeit fallen müsse;

b) durch Superposition mehrerer S-förmiger Kurven lassen sich zwar formell die Abweichungen von dem regelmäßigen Verlaufe erklären, aber auf diese Art könne jedes beliebige Resultat erreicht werden, da für die Anzahl und Lage der superponierten Kurven keine reellen Unterlagen vorhanden seien;

c) das Wachstum sei zu wenig genau definiert worden, da beide Autoren auch mit Gewichten des ganzen Körpers operieren, ohne zu berücksichtigen, daß eine autokatalytische Zunahme nur bei den eigentlich lebendigen Teilen, dem Plasma und namentlich der Kernsubstanz möglich ist, wogegen das Gesamtgewicht Skelett und anderen „Ballast“ mitenthalte. Bestimmungen der Nukleinsäure lägen überhaupt nicht vor;

d) schließlich sei es gar nicht richtig, aus der S-Kurve auf eine Autokatalyse zu schließen, weil jede nicht ungehemmt verlaufende Bewegung im Weltall in Form einer S-förmigen Schleife verlaufe, da

kein Vorgang auf die Äußerung einer Kraft hin mit voller Geschwindigkeit einsetze oder plötzlich aufhören wird.

Ähnliche Bedenken hat auch Enriques (1909) geäußert (wozu ich allerdings bemerken muß, daß seine Ansicht, die Staturkurve des Menschen sei einfacher als jene des Gewichtes, nach unseren früheren Ausführungen über das Verhältnis von Länge zu Gewicht des Menschen unhaltbar erscheint). Meine eigenen Untersuchungen an den Gottesanbeterinnen (1912) lassen die erwähnten Einwände nicht zu, denn a) der S-förmige Verlauf der Gewichts- sowie der Thorakallängenkurve, ferner der Hautgewichte, tritt besonders deutlich als eine rein zeitliche Eigenschaft des Wachstums dadurch auf, daß ohne Zeitberücksichtigung die als Zellteilungsschritte erkannten Häutungen eine reine Exponentialkurve zeigen, nämlich die erwähnte Verdoppelung des Gewichtes von Häutung zu Häutung Das steilste Kurvenstück liegt, wenn auch nur angenähert, in der Mitte der hier scharf definierten Wachstumszeit, da diese mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei unter wesentlicher Formänderung des Embryos beginnt und mit der letzten Häutung, der Ausbildung der wachstumsunfähigen Imago, ihr Ende nimmt. b) Superpositionen von Kurven brauchen nicht angenommen zu werden, weil die noch bemerkbaren kleineren Abweichungen vom einheitlichen Verlauf nicht auf Verschiebungen des zeitlichen Ablaufes, sondern auf ungenauer Realisierung des Teilungsschrittes beruhen, nämlich auch an der Exponentialkurve der Häutungsstufen ohne Zeitberücksichtigung in ähnlicher Weise vorhanden sind und bei Einsetzung der berechneten Verdoppelungen verschwinden. c) Das Wachstum der Gottesanbeterin läßt infolge der Umwandlung aller Körpergewebe zwischen zwei Häutungen, also der Entfernung des gesamten angesammelten „Ballastes", die ermittelten Gewichte als tatsächliche Vermehrung der teilungsfähigen Substanz allein berechnen, wenn bloß die Chitinhaut in Abrechnung gebracht wird;

d) durch Wägung der abgeworfenen Häute ließ sich die ganze im Laufe des Wachstums gebildete Chitinmenge feststellen, so daß für einen einheitlichen chemischen Prozeß die S-Kurve sich ergab, also eine Zurückführung auf Autokatalyse das naheliegendste wäre. Freilich kennen wir den Katalysator für Chitin nicht, dessen Synthese aber auch noch nicht gelungen ist.

Bisher habe ich deshalb die Ostwald-Robertson schen Anwendungen der Loeb schen Autokatalyseidee für berechtigt angesehen. Allein die eingehende Beschäftigung mit den quantitativen Wachstumsproblemen hat mich wieder wankend gemacht. Die S-förmige Kurve

gibt doch nur dann als Autokatalyse einen Sinn, wenn wir ein chemisches Gemisch beschränkter Menge vor uns haben. Bei der Furchung ist dies wirklich der Fall. Erzeugt also die mit der Befruchtung einsetzende Nukleinsynthese selbst Stoffe, die als Katalysatoren für Nukleinsynthese fungieren, so würde es im Laufe der Furchung zu einer immer beschleunigteren Kernbildung kommen, bis die im Ei vorhandenen Stoffe aufgebraucht werden und nun die Erschöpfung durch Verlangsamung des Vorganges sich ausspricht. Schon davon sehen wir aber in den (auch von Ostwald, Tafel IX, gebrachten) Kurven Rh. Erdmanns über die Zellteilungsgeschwindigkeit des Seeigeleies (das. Fig 31) und des Kernchromatins (das. Fig. 33) nichts, sondern die Geschwindigkeit nimmt stetig zu. Nur die Volumzunahme der ganzen Kerne, Kernchromatin plus Kernsaft, zeigt zickzackförmige (für verschiedene Temperaturen übrigens recht verschieden verlaufende) Kurven, die aber als autokatalytische kaum in Betracht gezogen werden können, weil sie mit einer absoluten Abnahme der Größe des ganzen Kernes beginnen, was bei autokatalytischer Kurve nicht möglich ist; hier soll ja von Anfang an das Reaktionsprodukt zunehmen. Wenn also die Zunahme der Kernsubstanzen auf Autokatalyse beruht, so spricht sich das doch der Zeit nach nicht in S-förmiger Kurve aus. Wollen wir nun gar die Autokatalyse auf ein System übertragen, dem die zu seinen Reaktionen benötigten Stoffe fortwährend von außen zugeführt werden können, wie es beim postembryonalen Wachstume der Fall ist, so braucht diese Autokatalyse gar nicht zur Erschöpfung des Materiales zu führen, es läge also von vornherein kein Grund für den absteigenden S-Schenkel der Kurve vor. Wollte man den Ausweg wählen, daß nicht die zur Reaktion selbst benötigten Stoffe, sondern der Katalysator sich erschöpft, so gerät man in den Widerspruch, daß einerseits durch die Reaktion ein für dieselbe als Katalysator wirkender Stoff erzeugt, derselbe aber dann wieder trotz weiterer Zufuhr gleicher Baustoffe nicht mehr erzeugt wird. Diese Schwierigkeiten sind noch nicht die letzten: man muß sich entscheiden, ob das ganze Leben eines Organismus einen autokatalytischen Prozeß oder mehrere, sich aneinanderschließende Zyklen darstellen soll. Faßt man es als einen einzigen auf, so hätte er die merkwürdige Eigenschaft im Verlaufe seiner Wirksamkeit verschiedene Reaktionsprodukte hervorzubringen, denn Furchung, Embryonalentwicklung, postembryonales Wachstum, eventuell mit Metamorphosen verknüpft, kann gewiß nicht auf dieselben Reaktionsprodukte bezogen werden. Läßt man hingegen, wie es Ostwald und Robertson fast durchwegs tun, mehrere autokatalytische Zyklen

einander ablösen, dann gerät man in die entgegengesetzte Gefahr für eine einheitliche Erscheinung, wie es das proportionale Wachstum ist, verschiedene autokatalytische Vorgänge sich ablösen zu lassen. Wenigstens vermag ich nicht recht einzusehen, warum der aus Erschöpfung abgeflaute Wachstumsprozeß, der den alten Katalysator verloren hätte, nicht schon früher vom neuen Gebrauch machen würde, wenn dieser derselbe sein soll als der frühere, denn er müßte je entweder schon vorhanden gewesen sein oder als Produkt des alten entstanden sein. In den letzten Jahren ist es gelungen, mehrere Stoffe zu isolieren, die in bestimmten Organen der Wirbeltiere ihren Sitz haben und die wachstumskontrollierende Funktion dieser Organe auf die Wirksamkeit dieser Stoffe zurückzuführen (Funk, 1915; Robertson, 1916; Uhlenhuth, 1920 u. a., Literatur in den Zusammenstellungen und Referaten über innere Sekretion, und Tompson, S. 135). Wenn auch diese Stoffe wirklich in spezifischer Weise das Wachstum zu bestimmten Perioden des tierischen Wachstums beeinflussen, so werden sie doch keineswegs für das Wachstum als allgemeine Erscheinung in der lebenden Natur verantwortlich gemacht werden können, ehe sie auch bei Wirbellosen und Pflanzen nachgewiesen würden. Es scheint mir wahrscheinlich, daß sie überhaupt nur für jene Schwankungen der Wachstumskurve von Belang sind, die eben als aneinandergereihte Zyklen oder S-Kurven das Wachstum der Wirbeltiere und anderer Organismen aufgefaßt werden. Zum Beispiel wird die mit herannahender Pubertät auftretende Wachstumssteigerung auf innersekretorische Wirkung zurückgehen können. Es geht jedoch nicht an, über diesen kleinen Schwankungen den Verlauf der Wachstumskurve im ganzen zu vernachlässigen. Bezüglich der sich häutenden Wirbellosen hatte ich schon früher (1912) darauf hingewiesen, daß Wachstumsstillstände während der Häutung nicht auf einer Abnahme der Geschwindigkeit innerer chemischer Vorgänge, sondern auf die Einstellung der Nahrungszufuhr zurückgeführt werden können. Außerdem wird durch Entleerung aller Faeces und den Abwurf der alten Haut eine Abnahme des Gewichtes bewirkt, die nicht auf eine chemische Geschwindigkeit Bezug hat. Auch die Kurve der Kohlensäureabgabe, die Ostwald beim Seidenspinner nach Angabe von Luciani und Piutti heranzieht, weist selbstverständlich während der Häutung eine Abnahme auf, weil die Raupen in der Unbeweglichkeit weniger Kohlensäure abgeben, als während des Fressens und Umherkriechens. Das braucht aber mit dem Wachstumsansatz gar nichts zu tun zu haben. In diesem Falle ist es daher sicher angezeigter, die ganze Raupenzeit als eine einheitliche, auch nicht durch besondere Differenzie-

rungen ausgezeichnete Kette von Teilungsschritten aufzufassen. Da fällt es dann auf, daß der weniger steil werdende Schenkel der ganzen S-Schleife sowohl bei dem Seidenspinner als auch bei der Gottesanbeterin bloß das letzte zur Puppe, respektive der Imago führende Häutungsintervall betrifft. Das steilste Stück der Kurve erscheint etwa in der Mitte der ganzen Kurve deshalb, weil die beiden letzten Häutungsintervalle viel länger dauern als die früheren. Wird nicht die Abnahme der Zuwachsgeschwindigkeit des letzten Häutungsintervalles auf die im Innern dieses Körpers vor sich gehenden großen Umwandlungen beruhen? Dafür spricht beim Seidenspinner das in der Puppe zum Schmetterling noch viel weiter sinkende Gewicht, bei der Gottesanbeterin die unter der Verdoppelung bleibende Gewichtszunahme der letzten Häutungsepochen. (Vgl. 1912, S. 723 und S. 728; in der Vitalität: Kurvenpunkte zu Tafel V, B, b[1]).) Übrigens ist es eine allgemeine Erscheinung, daß die Tiere gegen Ende ihres Wachstums langsamer an Größe zunehmen. Reed (1920, S. 558) sieht darin eine Bestätigung der autokatalytischen Theorie und berechnet aus Messungen von Eckles und Swett (1918) an Rindern, daß bei Gewichten (wie auch Schulterhöhen) die Zuwachsgeschwindigkeit direkt dem noch zurückzulegenden Wachstumsstücke proportional sei, $\frac{x}{t} = k\ (a - x)$, wobei x das Gewicht zur Zeit t der Messung a das Gewicht ausgewachsener Kühe mit drei Jahren bedeutet, nämlich 850 Pfund (wohl 425 kg), die Konstante $k = 0{\cdot}065$ betrug. Ließe sich diese Formel für das Wachstum verallgemeinern, so könnten wir den Zuwachs der Geschwindigkeit mit dem Ausgleiche einer Potentialdifferenz vergleichen, denn eine solche wird um so langsamer geschehen, je näher der Ausgleich dem schließlichen Gleichgewichte kommt, die Ausgleichsgeschwindigkeit bleibt der Potentialdifferenz proportional. Mein Versuch, bei anderen gut bekannten Wachstumskurven von Säugetiergewichten Reeds Formel zu verwenden, führte nicht ohne weiteres zum Ziele und Reed selbst mußte, um die Höhe am Widerrist seiner Formel anzupassen, die Zeit des postnatalen Wachstums um jene des pränatalen vermehren. Seiner Angabe nach geschah dies deshalb, weil die Geburtshöhe bereits die halbe Endhöhe darstelle, also die ganze

[1]) Hier hat sich leider eine Verwechslung der berechneten mit den wirklich gemessenen Werten eingeschlichen: in dieser Kolonne sind im Gegensatze zu allen anderen die eingeklammerten die wirklichen, die nicht eingeklammerten die durch fortgesetzte Division der letzten Zahl durch 2 erhaltenen, wie man sich leicht überzeugt.

S-Kurve von der Empfängnis an zu rechnen sei, aber wenn dieselbe Kurve beim Gewichte auf Autokatalyse deutet, dann müßte er doch auch hier die pränatale Zeit errechnen, was er nicht tat. Übrigens weicht Reed darin von Ostwald und Robertson ab, die im Säugetier mehrere aneinandergrenzende S-Kurven nachgewiesen haben wollen. Können wir aber nicht auf eine andere Betrachtungsweise zu allgemeiner gültigen Wachstumssätzen gelangen? Wir wollen es im nächsten Abschnitte versuchen.

# 12. Relative Wachstumsgeschwindigkeit.

Niemand wird erwarten, daß ein im Laufe noch so geschwindes Kind einen guten Läufer im Jünglingsalter erreichen werde. Wenn wir die flinke Ameise oder „Emse", ebenso wie die flüchtige Gazelle als Tierarten von großer Laufgeschwindigkeit bezeichnen, so wird auch gewiß niemand erwarten, daß diese in gleicher Zeit gleiche Strecken zurückzulegen imstande wären. Der landläufige Begriff der Geschwindigkeit enthält offenbar neben dem physikalischen Inhalte des in der Zeiteinheit zurückgelegten Weges noch eine Beziehung, ohne welche der Vergleich zwischen zwei ungleich alten oder sonst ungleich großen Objekten uns unstatthaft erscheint. Nicht die absolute Geschwindigkeit ist es, die uns ein Kind und einen Erwachsenen als einen guten Läufer, eine Ameise und eine Gazelle als ein schnelles Tier erscheinen lassen. Wir müssen die relative Größe der die Strecke zurücklegenden Läufer in Betracht ziehen und vergleichen unwillkürlich die relativen Laufgeschwindigkeiten, die sich bei verschiedenen Tierarten als „spezifische" Geschwindigkeiten bezeichnen lassen. Wenn wir nun die Wachstumsgeschwindigkeit als eine in der Zeiteinheit zurückgelegte Strecke oder bei Volums- und Gewichtswachstum als die Summe der Wege, welche alle Punkte zurückgelegt haben, definieren, so fehlt uns darin jene Beziehung, welche der Sprachgebrauch bei kinetischen Geschwindigkeiten von Lebewesen fordert. Das, was wir bisher in Anlehnung an die meisten früheren Bearbeiter des Wachstums als quantitative Erscheinung „Wachstumsgeschwindigkeit" genannt haben, ist eine absolute Geschwindigkeit. Beschreiben wir mit diesem Begriffe das Wachstum des Menschen, so wird allerdings eine anfänglich langsame, dann in der Mitte der Wachstumsperiode rasche, nachher wieder verlangsamte Wachstumsgeschwindigkeit eine S-förmige Kurve ergeben. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß diese anfängliche Langsamkeit mit einer sehr geringen Größe des Objektes verknüpft ist. Ziehen wir ebenso wie bei der Fortbewegung der Lebewesen die Größe des sich Bewegenden in Betracht, so können wir eine „relative" Wachstums-

geschwindigkeit im Lebenslaufe des Menschen oder einer anderen Tierart berechnen, welche das absolute Wachstum auf das relative Wachstum der Größen- oder Masseneinheit reduziert. Nach dem Vorgange von Minot (1891, 1907) wird die relative Wachstumsgeschwindigkeit als prozentmäßige Zunahme von einem Zeitpunkte zum anderen berechnet. Einfacher kann dieselbe Beziehung durch Division der zu einem Zeitpunkte erreichten Größe durch die am vorhergehenden gemessene erhalten werden. Diese Quotienten des Wachstums sollen als „relative Wachstumsgeschwindigkeit" gelten

$$v_{rel.} = a_{t+1} : a_t.$$

Die Punkte zu Minot's Prozentkurve folgen der Formel: $v_{\%} = \frac{(a_{t+1}) - a}{a_t} \cdot 100 = \frac{a_{t+1}}{a_t} \cdot 100 - 100.$ Sie gehen also aus der Formel für die „relative" Wachstumsgeschwindigkeit durch Multiplikation mit hundert und Subtraktion von hundert hervor. Da die letztere bloß die Höhe, in welcher die Abszisse zu legen ist, die Multiplikation bloß den Maßstab der Kurve, keine von beiden Transformationen aber den Verlauf der Kurve zu ändern vermag, so ist es für die Ablesung der Kurvenform gleichgültig, ob wir unsere rascher zu berechnende „relative" Wachstumsgeschwindigkeit oder Minots „prozentuelle" verwenden. Nur wenige Forscher haben Prozentkurven des Wachstums verwendet, wie es Minot vorschlug (z. B. St. Loup, 1893) Thompson (1917, S. 72) leugnet ausdrücklich den Wert solcher Darstellung. Als Beispiel hat er die von Quetelet gegebene Zahlenreihe der Zunahme der menschlichen Statur in den ersten Lebensjahren gewählt.

| Jahr | 0 | 1 | 2 | 3 | 4, |
|---|---|---|---|---|---|
| cm | 5·0 | 69·8 | 79·1 | 86·4 | 92·7 |
| % | | 30·6 | 13·3 | 9·6 | 7·3. |

die nach Minot lauten würde: (siehe Tabelle). Gerade aus diesem Beispiel sieht man meiner Meinung nach sehr gut den Wert der prozentmäßigen oder relativen Darstellung, indem sich ohne weiteres die Abnahme der Wachstumsfähigkeit mit dem fortschreitenden Alter erkennen läßt, eine immer wiederkehrende Erscheinung. (Im übrigen ist bereits darauf verwiesen worden, daß die „Statur" als eine aus Länge der Körperhauptachse plus Beinlänge zusammengesetzte Größe zu relativen Darlegungen wenig geeignet ist.)

Hätten die Autoren, welche die Autokatakinese als Grundtatsache allen Wachstums erweisen wollten, sich relative Geschwindig-

keiten berechnet, so wären sie auf den allgemeinen fallenden Verlauf der Prozentkurve gestoßen und hätten nicht über der Verfolgung der einzelnen Wachstumszyklen innerhalb des Wachstums einer Tier- oder Pflanzenart den Gesamtverlauf desselben aus den Augen verloren. Entwerfen wir uns die Kurven relativer Wachstumsgeschwindigkeit als Ordinaten über der Zeit als Abszisse für verschiedene Säugetiere, so erhalten wir eine Kurve, deren Punkte im großen ganzen mit der Zeit tiefer zu liegen kommen (wie schon Minot (S. 95) klar hervorgehoben hatte, der die Unregelmäßigkeiten auf Versuchsfehler bezogen hat). Betrachten wir die oft recht unregelmäßig erscheinende Lagerung als eine „Streuung", wie sie für verschiedene, nicht gerade durch zeitlichen Zusammenhang ausgezeichnete Kurvenpunkte auch vorkommt, und ziehen eine nicht geknickte Kurve unter Glättung der rechts und links zickzackförmig abgehenden Stücke, so läßt sich in erster Annäherung eine Übereinstimmung der geglätteten Kurve mit einem Hyperbelaste erkennen. Diese Kegelschnittslinie ist bekanntlich gekennzeichnet durch die Konstanz des Produktes aus den zu einem jeden Kurvenpunkte gehörigen Abszissen (a) und Ordinaten(b)abschnittes, also $ab = k$. Es muß also b in gleichem Maße abnehmen, wie a zunimmt, $b = \frac{k}{a}$; a und b sind einander verkehrt proportional. Setzen wir für unseren Spezialfall an Stelle von a die Zeitdauer des Wachstums t, an Stelle von b die zu dieser bestehende relative Wachstumsgeschwindigkeit $v_{rel.}$, so lesen wir aus der Gleichung $v_{rel.} = \frac{k}{a}$ ab, daß im großen ganzen die relative Wachstumsgeschwindigkeit der bereits abgelaufenen Wachstumsdauer verkehrt proportional erscheint. Hievon kann man sich recht gut an Minots Prozentkurven der Gewichtszunahme für Meerschweinchen (Cavia cobaja — S. 94, Fig. 28 ♂, S. 96, Fig 29 ♀; $\sqrt{ab} = 14$ mm), Kaninchen (Lepus cuniculus, S. 104, $\sqrt{ab} = 17$ mm), Huhn (Gallus domesticus — S. 101, Fig. 33, S. 102, Fig. 34 ♀, $\sqrt{ab} = 14$) überzeugen. Weniger gut sind seine verschiedenen Autoren (Mühlmann nach Quetelet, S. 109, Fig. 37, S. 113, Fig. 39 ♀; Donaldson nach Roberts, S. 110, Fig. 38, S. 114, Fig. 40 ♀; Thomas, S. 116, Fig. 41 u. ♀) entlehnten Kurven für den Menschen verwertbar, wohl hauptsächlich wegen der durch Mitwägen der Kleidung begangenen Fehler. Bessere Werte liefert die nach Stratz Gewichtsangaben des unbekleideten Menschen gezogene Kurve (vgl. Vitalität, Tafel X, Fig. 6). Bei näherer Betrachtung zeigen sich aber namentlich am Anfange des Wachs-

tums bedeutende Abweichungen, indem einzelne Strecken keine abfallenden, sondern einen annähernd horizontalen Verlauf haben. Es sind das die Zeiten der regsten Zellteilungen. Erinnern wir uns daran, daß solche zu einer wiederholten Zweiteilung, also bei Abwesenheit retardierender Momente zu einer Exponentialkurve des Wachstums führen, so würde diese Konstanz der relativen Wachstumsgeschwindigkeit ohne weiteres plausibel sein, denn wenn jede Zelle von der ersten Teilung bis zur nächsten dieselbe Zeit braucht, wie dann wieder jede von der zweiten bis zur dritten usf., so ändert bei gleichzeitiger Teilung der Zellen sich nichts am Kurvenverlaufe, ob wir die Teilungsschritte oder die Zeiten als Abszisse nehmen. Es gilt also auch von einem Zeitpunkte zum anderen die exponentielle Änderung des Wertes der Wachstumsgröße. Dieser Wert kann als die Ausgangsgröße des Objektes n multipliziert mit einer Potenz von 2, welche die Anzahl absolvierter Teilungsschritte (x) angibt, dargestellt werden. Für zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Teilungsschritte sind die Werte $n.2^x$ und $n.2^{x+1}$. Dividiere ich zwecks Feststellung der relativen Wachstumsgeschwindigkeit den letzteren Wert durch ersteren, so erhalte ich $n.2^{x+1} : n.2^x = 2$, also eine Konstante. Das tabellarisch und kurvenmäßig in meiner „Vitalität“ (1913) zusammengebrachte Material über tierisches Wachstum will ich hier nicht erst nach relativen Wachstumsgeschwindigkeiten umrechnen. Es sei beispielsweise auf den exponentiellen Verlauf des menschlichen Wachstums während der ersteren Hälfte des Embryonallebens (Tafel X, 6), des postembryonalen während der ersten drei Monate des Kalbes (Tafel X, 1), des 10. bis 40. Lebenstages bei der Ratte (Tafel IX, 3) verwiesen. Leider sind die verfügbaren Daten wenig allgemein verwertbar Mit dem Sinken der Teilungsfähigkeit vieler Zellgattungen, wie Osteoblasten, Neuronen, Muskelfasern usf. verbleibt namentlich bei den Wirbeltieren im Körper teilungsunfähiger „Ballast“ (Friedenthal), ohne eine zeitlich entsprechende Vermehrung des Gewichtes hervorrufen zu können, welche den Ausfall an neugebildeten Zellen wettmachen würde. Nehmen wir an, daß die Ablagerung des Ballastes der Wachstumszeit proportional stattfindet, was einer gewöhnlichen chemischen Reaktion entspräche, die Wachstumsgeschwindigkeit der teilungsfähig bleibenden Zellen aber für jede Tierart eine spezifische wäre, so muß die gesamte relative Wachstumsgeschwindigkeit in jenem Verhältnis abnehmen, in welchem das Verhältnis von Ballast zu teilungsfähigen Zellen zunimmt. Ziehen wir die genauen Angaben Jackson und Lawreys (1912; Donaldson 1915, S. 77) über den prozentmäßigen Anteil der Gewebssysteme zu verschiedenem Alter der weißen Wander-

ratte zu Rate, so zeigt es sich, daß Skelett, Ligamente und Muskulatur, welche als wenig teilungsfähig anzusehen sind, in der ersten Woche nach der Geburt ihren prozentuellen Anteil am Gesamtgewichte der Ratte vermindern und dementsprechend die relative Wachstumsgeschwindigkeit eine Zunahme erfährt. Vom Ablauf der ersten Woche an beginnt dieselbe Gewebsgruppe prozentuell der Zeit proportional zuzunehmen und die relative Wachstumsgeschwindigkeit sinkt sehr rasch, bleibt dann allerdings bis zur vierten Woche annähernd konstant, um bis zur Vollendung der Geschlechtsreife (70. Tag) allmählich weiter zu sinken. Mit diesem Termin ändert sich das Verhältnis zwischen Skelett-Ligament-Muskel-Gruppe zum übrigen Körper fast gar nicht, doch ist noch eine geringe wieder der Zeit verkehrt proportionale, prozentuelle Zunahme derselben zu bemerken; sehr auffallend ist bei der relativen Wachstumsgeschwindigkeit zum selben Zeitpunkte ein plötzlicher Abfall, dem wieder eine allmähliche Abnahme bis zum Lebensende folgt. Es ist also tatsächlich die Periode ansteigender größter Wachstumsgeschwindigkeit zu jenem Zeitpunkte vorhanden, in dem prozentuell am wenigsten teilungsunfähige Substanz da ist; Ablauf der ersten Woche. Darauf steigt der Prozentsatz der teilungsunfähigen Substanz, und zwar bis zur vierten Woche langsam, er beeinflußt noch nicht die relative Wachstumsgeschwindigkeit, welche konstant bleibt; sodann aber macht sich mit der nun anhebenden stärkeren Prozentzunahme der teilungsunfähigen Gewebsgruppen ein allmähliches Sinken der relativen Wachstumsgeschwindigkeit geltend. Haben wir bisher das Verhältnis der teilungsfähigen zu den teilungsunfähigen Geweben als eine Ursache der Veränderung der relativen Wachstumsgeschwindigkeit annehmen können, so tritt offenbar für die nun beginnende Zeit des Reifezustandes Aufhören der Körperzellteilungen zugunsten der abzustoßenden Keimzellen hinzu, so daß sich daraus ein plötzlicher Fall der relativen Wachstumsgeschwindigkeit ergibt. Im übrigen drückt sich auch hier im weiteren Sinken derselben die Beziehung zur weiteren, wenn auch geringeren prozentuellen Zunahme der teilungsunfähigen Substanz aus.

Beim Frosche (Rana fusca) hatte Schaper (vgl. Vitalität, Tafel VII, Fig. 4), die ganze Entwicklung hindurch Trockengewichtsbestimmungen vorgenommen, welche Asche und organische Substanz umfaßten. Da teilungsfähige Gewebe zu großem Teile aus Wasser, teilungsunfähige vorwiegend aus Asche und wasserarmer organischer Substanz bestehen, so läßt sich bis zu einem gewissen Grade das Verhältnis des Trockengewichtes zum Gesamtgewichte als Maßstab für den Prozentsatz an

teilungsunfähigem Gewebe benutzen. Es entspricht der Larvenzeit mit geringem Trockengehalte eine große Wachstumsgeschwindigkeit, ebenso der Periode des noch nicht geschlechtsreifen Jungfrosches. In beiden Perioden ist die relative Wachstumsgeschwindigkeit anfänglich fast konstant, bei der Kaulquappe bis zum 40. Tage, dem Auftreten der Hinterbeine, beim Jungfrosche bis zum Alter eines halben Jahres. Bei der Kaulquappe bezeichnet der Durchbruch der Hinterbeine eine wesentliche Zunahme des Trockengewichtes und es folgt eine allmähliche Abnahme der relativen Wachstumsgeschwindigkeit. Beim Jungfrosche erfolgt noch im ersten Jahre eine sehr rapide Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit, die mit einem Anstiege des relativen Trockengewichtes einhergeht. Mit 1½ Jahren tritt der definitive hohe Prozentsatz ein und die relative Wachstumsgeschwindigkeit sinkt nun (annähernd der Zeit proportional) weiter.

Als drittes Vergleichsobjekt steht uns die ägyptische Gottesanbeterin, Sphodromantis bioculata (Vitalität, V.. 1) zur Verfügung. Da bei ihren Häutungen fast alle nicht teilungsfähigen Bestände entfernt werden, so liefert das Verhältnis der Haut zum Gesamtgewichte eine prozentmäßige Feststellung des nicht teilungsfähigen Gewebes. Da sowohl Tier- wie Hautgewicht von Häutung zu Häutung verdoppelt werden, so bleibt in diesem Beispiele das Verhältnis zwischen teilungsfähigem und teilungsunfähigem Gewebe konstant, solange die Verdoppelung des Gesamtgewichtes wirklich genau eingehalten wird.

Das ist, wie schon erwähnt (Przibram-Megušar, 1912), bis zur siebenten Häutung der Fall. Dann aber werden manche Teile, Ganglien z. B. nicht mehr regelmäßig verdoppelt, es treten auch oft Unregelmäßigkeiten in der Verdoppelung ein, temporärer Stillstand, manchmal von mehr als Verdoppelung gefolgt usf. Und ebenfalls mit Intervallen zwischen sechster und siebenter Häutung beginnt die relative Wachstumsgeschwindigkeit abzunehmen und verläuft nun verkehrt proportional zur Zeit. Beim Seidenspinner, der des Ballastes sich nicht von Häutung zu Häutung entledigt, verläuft die Kurve von Anfang an in dieser Richtung. Aus allen diesen Betrachtungen geht die Wahrscheinlichkeit der von Minot (1891) vorgebrachten und von Friedenthal (1911, S. 199) mit großem Nachdrucke verfochtenen Anschauung hervor, daß für die Wachstumsgeschwindigkeit die Anzahl der teilungsfähigen Zellen sowie die spezifische Teilungsgeschwindigkeit der Zellen einer jeden Tierart maßgebend sei. Es wäre deshalb ganz gut, die von diesem Forscher vorgeschlagene Unterscheidung zwischen „Rohgewichtszunahme“ für das Gesamtgewicht und „Wachstum“ der teilungsfähigen

Substanz allgemein anzuwenden. Die Rohgewichtszunahme setzt sich aus der Zunahme der teilungsfähigen Substanz durch Wachstum und der Abscheidung der als „Ballast" bezeichneten teilungsunfähigen Stoffe zusammen. Bei einer Revision der einschlägigen Terminologie dürfte es sich hingegen empfehlen, den von Friedenthal gebrauchten Ausdruck „Ballast", der früher in anderem Sinne nämlich für Verdauungsrückstände, Urin, Kot usf. von Brandt und Welcker verwendet worden ist, durch Hatschek s „Apoplasma" zu ersetzen (Lehrbuch der Zoologie, Jena, Fischer, 1888, S. 140). Bei den dekapoden Krustazeen scheint zu Beginn der Wachstumszeit, und zwar unabhängig von der schließlich zugestrebten Größe, eine wenigstens für die marinen Formen konstante Wachstumsgeschwindigkeit zu bestehen; im späteren Alter nimmt dann diese Geschwindigkeit bei jenen Formen, die überhaupt größer werden, unter rascher Abnahme der Häutungsfolge ab. Leider sind dies bloß aus Beobachtungen stammende, nicht im strengen Versuche geprüfte Verhältnisse.

Wenden wir uns schließlich zu den Einzelligen, bei welchen alle in geometrischer Progression gebildeten Zellen teilungsfähig, aber nicht im Zusammenhange bleiben, so müßten wir eine konstante relative Wachstumsgeschwindigkeit erwarten, wenn wir an Stelle der Zunahme eines Tieres die Zunahme der gesamten gebildeten plasmatischen Substanz setzen. Direkte Beobachtungen liegen darüber nicht vor. Wolfgang Ostwald (1908, S. 23 ff.) sucht die von Maupas und Calkins beigebrachten Daten über den Wechsel in der Zellteilungsgeschwindigkeit von Protozoen, wie sie durch Zählung der in aufeinanderfolgenden Zeiten gebildeten Generationenanzahl bestimmt werden kann, als S-förmige Kurven (S. 26, Fig. 30, Paramaecium) zu deuten. Er schreibt selbst: „Die Kurven verlaufen im allgemeinen sehr gestreckt, zeigen aber dennoch unverkennbar die S-Form. I und II stellen zwei [große] (ungefähr 6 monatige) Perioden, III und IV zwei [kleine] (ungefähr 3 monatige) Perioden dar." Die großen Perioden beginnen jedoch den Zeichnungen nach mit einer ebensolchen Steilheit der Kurve, die sie zwischen viertem und sechstem Monate haben und die allerdings zu Ende der Kurven I bis III sich bemerkbar machende Verlangsamung mag in dem „Depressionszustande" begründet sein. Es ist jedoch immer noch fraglich, ob dieser in inneren Zuständen der Infusorien oder nicht vielmehr in äußeren Begleiterscheinungen der Vermehrung in beschränktem Raume beruht. Ist es doch gelungen, bei Vermeidung der Nahrungsknappheit der Ansammlung von giftigen Ausscheidungsstoffen und Temperaturschwankungen mehrere tausende Generationen

ohne Eintreten von „Depressionen", die zu ihrer Behebung der Konjugation bedürfen würden, zu ziehen.

Es mag auch schon hier auf den überwältigenden Einfluß hingewiesen werden, den verschiedene Temperatur auf die Geschwindigkeit aller Lebensvorgänge bei den nicht innerlich konstant regulierten Formen nimmt. In einer späteren Beitragserie wird dieses Gebiet ausführlich quantitativ darzustellen sein. Bleiben Zellen im Zusammenhange, ohne besondere Formverschiedenheiten auszubilden, wie dies bei den Furchungsstadien der Fall sein kann, so nimmt die Zellteilungsgeschwindigkeit, ausgedrückt durch die in der Zeiteinheit vorkommenden Zellverdoppelungen, als exponentielle Kurve zu, wobei der absolute Wert mit der Temperatur steigt. Dies zeigen sehr schön die Kurven vom Seeigelei, welche Ostwald (Tafel IX, Fig. 31) nach Rh. Erdmann's Messungen zeichnet. Wenn ein folgender, weniger steiler Ast behufs Vervollständigung zu einer S-Kurve hinzugedacht wird, so bestätigt Ostwalds Motivierung die hier vorgebrachte Auffassung nach seinen eigenen Worten (S. 27): „Die Kurven zeigen nur den Anfang des Vorganges (bis zum späten Blastulastadium), da in späteren Stadien ein Zählen der Zellen nicht mehr möglich und auch eine Berechnung sehr unsicher ist. Man weiß aber, daß bei Eintritt der höheren morphologischen Differenzierungen, Gastrulation, Skelettbildung usw. einzelne Zellgruppen sich nicht mehr, respektive nur sehr langsam teilen, so daß die Kurve sich später ebenfalls nach rechts biegen muß."






# 13. Alternsgeschwindigkeit.

Vergleichen wir unseren Körper mit größeren Systemen, von denen er einen Teil bildet, z. B. einem ganzen Volke, so können wir gewisse Erscheinungen in analoger Weise hier wie dort kennzeichnen: wie der einzelne Mensch, so hat auch das ganze Volk einen Zustand der Jugendlichkeit, reicher Kraftentfaltung, starken Wachstums durch rasche Vermehrung der Individuenzahl, dann eine Abnahme seiner Fruchtbarkeit, um endlich dem Untergange, dem Völkertode zu erliegen. Es wird darauf ankommen, ob mehr Kinder geboren werden als Leute sterben, oder gleich viele oder endlich weniger, in welcher Periode seines Wachstums ein Volksstamm sich befindet. Die Sterblichkeit wird in der Bevölkerung dadurch bedingt, daß jedes Jahr eine gewisse Anzahl Personen durch Einwirkung äußerer Schädlichkeiten dahingerafft werden, andere ohne deutlich erkennbare äußere Ursache eines „natürlichen" Todes sterben. Würde es einen solchen nicht geben, so ließe sich, wie August Pütter (1919) ausgeführt hat, die Zusammensetzung der Bevölkerung nach Altersklassen dadurch wiedergeben, daß man einen gleichbleibenden Prozentsatz jedes Jahr eliminierter Personen annimmt, so daß die Wahrscheinlichkeit, von einem tödlichen Faktor getroffen zu werden, für den einzelnen zwar mit dem Alter nicht zunimmt, wohl aber von jeder Altersklasse aufeinanderfolgender Lebensjahre eine immer geringere Anzahl am Leben bleiben, weil ja die vorhergehenden Klassen jedes Jahr den gleichen prozentualen Verlust erlitten haben. Bedeutet x die Zahl der Überlebenden, A die anfängliche Zahl, t die Zeit der Einwirkung von äußeren Schädigungen, so würde die Anzahl der Überlebenden einer bestimmten Altersklasse durch die Formel $x = A e^{-kt}$ ausgedrückt, wobei die Konstante k den Prozentsatz angibt, den die Schädlichkeiten während jeder Einheit der Zeit t ausmerzen. (Diese Formel ist nichts anderes als die etwas anders angeschriebene Beziehung $x = A : e^{kt}$). Diese einfache Erwartung trifft für Bakterien, die einer künstlichen Schädigung durch $^{1}/_{100}$ n Salpetersäure unterworfen werden, zu, wie das durch Pütter (S. 14) berechnete

Beispiel nach Versuchen von Paul, Birstein und Reuß (Biochem. Zeitschr., XXIX, 202, 1910) an Staphylokokken bei 18⁰ sehr schön zeigt. Die Anzahl der keimfähig gebliebenen Bakterien folgte mit Abweichungen innerhalb der Versuchsfehlergrenzen von 10 bis 70 Minuten Einwirkungszeit der angegebenen Formel, wobei sich für A der besondere Wert 31·871, für k 0·068 bei t = 1 Minute ergab. Wollte man aber dieselbe Formel auf die in den Versicherungsstatistiken vorliegenden „Überlebenstafeln" des Menschen anwenden, so zeigt es sich, daß keine Übereinstimmung zwischen dieser einfachen Aufstellung und den empirischen Werten herzustellen geht. Die höheren Jahrgänge des Menschen erscheinen, wenn man vom 20. Lebensjahre als Anfangspunkt für die Berechnung der Überlebenden ausgeht (indem die besonderen Schädigungen der Jugend, Kinderkrankheiten usf. nicht einbezogen werden), so sind in der empirischen Tafel die höheren Altersklassen zu schütter besetzt, wenn man denselben Prozentsatz der Absterbenden beibehält, der in den zwanziger Jahren durch die Schädigungen abfällt. Pütter führt nun einen zweiten Faktor der Schädigung ein, nämlich die mit zunehmendem Alter abnehmende Widerstandsfähigkeit aus inneren Gründen des organischen Wachstums im Gegensatze zu den sich mit der Zeit gleichbleibenden Komplexen der äußeren Schädigungen. Diese Abnahme der Widerstandsfähigkeit ist nach Pütter das eigentliche „Altern" des Organismus. Nimmt mit dem Altern die Schädigung zu, welche gleiche äußere Faktoren veranlassen, so können wir nun unserer Formel nicht mehr durch einen konstanten Schädigungsprozentsatz k genügen, sondern müssen denselben um so mehr steigen lassen, je älter der Organismus wird, je längere Zeit t also den äußeren Schädigungen zur Einwirkung freisteht. Die Zahl, mit der wir k multiplizieren müssen, um die wirkliche Sterblichkeit durch äußere und innere Ursachen annähernd richtig wiedergeben zu können, sei aber selbst wieder nicht als Konstante anzunehmen, denn Pütter betrachtet das „Altern" des Organismus als identisch mit dem Altern der Kolloide, von dem es anzunehmen sei, daß es um so rascher vor sich gehe, je weniger weit es noch vom definitiven Gleichgewichtszustande entfernt sei. Das Altern selbst soll also prozentuell zur Zeit abnehmen und kann durch $\alpha^{\frac{1}{t}}$ ausgedrückt werden Damit erhält die Absterbeformel die Form $x = (A : b^t) : \alpha^{\frac{1}{t}}$ oder $x = A.e^{-kte^{\alpha t}}$, wie Pütter anschreibt. Dieser Autor gibt mehrere nach dieser Formel berechnete Überlebenstafeln für verschiedene Menschenrassen, Jahrhunderte und äußere Bedingungen und findet den Verlauf der Kurve (S. 19, Fig. 1) mit den Beobachtungen übereinstimmend, wobei $A = 61·000$, $k = 0·005$, $\alpha = 0·037$ berechnet

worden war. Auf die Einzelheiten habe ich hier nicht einzugehen, da es sich um Probleme handelt, die mit der Form in keinem engeren Zusammenhange stehen. Wesentliches Interesse hat die ganze Frage der Absterbeordnung jedoch für die Wachstumseigenheiten verschiedener Tiergruppen und deshalb habe ich die Formeln vorgeführt. Wie das Leben des Menschen durch innere Bedingungen begrenzt wird, so erreicht auch sein Wachstum aus inneren Gründen eine Grenze. Es hat zu keiner Zeit an Theorien gefehlt, welche die Begrenzung des Wachstums, also die von den Tieren erreichbare Endgröße, mit der Lebensdauer in ursächlichen Zusammenhang bringen wollten. Rubner (1908, ältere Autoren ohne Literaturangaben das. S. 200) meinte, „man darf behaupten, 1 kg Lebendgewicht der Tiere nach dem Wachstum verbraucht während der Lebenszeit annähernd die gleichen Energiemengen, der Mensch übertrifft in dieser Hinsicht alle anderen untersuchten Säugetiere" (S. 204). Diese unwahrscheinliche Sonderstellung des Menschen ist durch Friedenthals (1909) Angaben über die Affen beseitigt worden; es stellte sich aber auch heraus, daß Rubners Daten in keiner Weise zur Aufstellung seines Wachstumsgesetzes und Lebensdauergesetzes berechtigten, das ohnehin bloß für die Säugetiere Gültigkeit beanspruchen sollte. Die Fehler der Voraussagen nach Rubners Formeln gehen bis zu 700% (Friedenthal 1910 in 1911, S. 197), wenn das Wachstum der Säugetiere proportional der relativen Oberfläche verlaufen soll, diese aus dem Körpergewichte zur Zeit der Geburt erschlossen und aus ihr die Trächtigkeitsdauer berechnet worden ist. Zwei junge Krallenaffen wurden nach 75 tägiger Tragzeit mit einem Gewicht von 33 g geboren, sollten aber nach Rubners Berechnungskurve mehr als 250 g haben. Die relative Oberfläche ist, wie wir früher des längeren auseinandergesetzt haben, für kleinere Tierkörper größer als für größere. Soll das Wachstum der relativen Oberfläche proportional sein, so muß es bei kleineren rascher verlaufen als bei größeren Tieren, was bei verschiedenen Altersstufen derselben Tierart, nicht aber für verschieden große Tierarten stimmen kann. Drücken wir die Geschwindigkeit des Wachstums durch die Zeit aus, welche das Tier von der Geburt bis zur Erreichung des zweifachen Geburtsgewichtes braucht, so müßte nach Rubner die Verdoppelung für kleinere Tiere rascher erreicht werden als bei größeren. Diese Verdoppelungszeiten sind aber in Wirklichkeit nicht einmal bei jenen Säugetieren in solcher umgekehrter Korrelation zur Tiergröße, welche Rubner selbst verwenden wollte. So verdoppelt das Meerschweinchen sein Geburtsgewicht von 50 g in 13 Tagen, der viel größere Hund von 250 g Geburtsgewicht

schon in 8 Tagen; Mäuse von 1 g und Schweine von 2000 g Geburtsgewicht verdoppeln dasselbe beide in 6 Tagen! (Friedenthal, S. 199). Ist es nach diesen Daten sicher, daß die Wachstumsgeschwindigkeit selbst innerhalb einer so nahe verwandten Tiergruppe, wie es die plazentaren Säugetiere sind, durchaus je nach der Spezies eigentümliche Werte besitzt, so wäre es doch noch möglich, daß bei ein und derselben Tierart oder Rasse die relative Oberfläche eine Rolle spielt. Pütter (1920, S. 298) nimmt wie Rubner an, daß die Intensität des organismischen Betriebstoffwechsels bei vielen Tieren erfahrungsgemäß dem Quadrate einer Lineardimension, d. i. einer Fläche, proportional sei, also durch $k . \lambda^2$ ersetzt werden könne, wobei k aber eine für jedes Tier verschiedene Größe haben kann. Man hat, doch mit Unrecht, die Proportionalität auf die von der Körperoberfläche selbst bei den Warmblütern abgegebene Wärme bei Erhaltung konstanter hoher Körpertemperatur zurückzuführen gesucht.

Nach Pütter (1918, S. 381) gilt dieselbe Proportionalität mit gleicher annähernder Richtigkeit auch für die kaltblütigen Lurche und Fische, deren Sauerstoffverbrauch einer quadratischen Funktion der Linearen entspricht. Unter $\lambda^2$ ist also nicht gerade die Körperoberfläche sondern irgend eine für den Betriebstoffwechsel ausschlaggebende Flächenausdehnung, bei Lungenathmern z. B. die Oberflächensumme der Lungenbläschen für die Sauerstoffaufnahme, zu verstehen. Wir haben ja früher bereits die Beziehungen zwischen Atem und Verdauungsflächen zur Tiergröße besprochen. Nach Pütter (1920, S. 298) erreicht das Wachstum „sein Ende nicht dadurch, daß keine neuen arteigenen Stoffe mehr erzeugt und zu der für die Tierart wesentlichen Struktur zusammengefügt werden, sondern dadurch, daß der Stoffaufbau und der Stoffzerfall sich das Gleichgewicht halten. Diese dynamische Auffassung der Begrenzung des Wachstums ist die Grundlage der folgenden theoretischen Ausführungen". „In jedem lebenden Systeme findet dauernd eine langsame Umwandlung der Baustoffe statt, die schließlich dazu führt, daß Teile des Systems leistungsunfähig werden." „Wesentlich für die Theorie des Wachstums ist nur der Ansatz darüber, in welchem Verhältnis die beiden Vorgänge der Abnutzung oder des Zerfalles einerseits, und des Aufbaues anderseits zu der Masse des Tieres und damit dann zueinander stehen." „Über den Zerfall der Baustoffe kann man als einfachste Annahme hinstellen, daß er konstant sei, d. h. daß in der Zeiteinheit stets der gleiche Anteil des Bestandes jenen Umwandlungen unterliegt, die zur Abnutzung führen." (Dies entspricht unserer früher vorgebrachten Anschauung

über die zeitliche Zunahme der Apoplasmen.) Ist also die Größe des Zerfalles der Masse proportional, $k'.\lambda^3$ und die Intensität des Betriebstoffwechsels $k.\lambda^2$, so ergibt sich der wirkliche Zuwachs eines lebenden Systems „aus der Differenz zwischen Anbau und Zerfall und ist demnach gleich $k.\lambda^2 - k'.\lambda^3$. Der Zuwachs erreicht ein Ende, wenn diese Differenz gleich Null, d. h. wenn Aufbau und Zerfall einander gleich sind. In diesem Falle erreicht dann $\lambda$ den höchsten Wert, den es erreichen kann. Diesen Wert wollen wir mit L bezeichnen und können dementsprechend als Bedingung für die Grenze des Wachstums die Gleichung schreiben $k\,L^2 = k'\,L^3$ oder $L = \frac{k}{k'}$." „Dem Grenzzustande, der durch diese Gleichung bezeichnet ist, strebt das wachsende System mit um so größerer Geschwindigkeit zu, je weiter es noch von ihm entfernt ist, denn je weiter entfernt von der Grenzbedingung das System ist, um so größer ist die Differenz $k\lambda^2 - k\ \lambda^3$, die den Zuwachs bedeutet." „Die jeweilige Länge $\lambda$ [$\lambda = \sqrt[3]{G}$, wenn G Gewicht bedeutet] muß dann ausgedrückt sein durch eine Gleichung der Form $\lambda = L\,(1 - \alpha\, e^{\frac{-e+t}{L}})$", wobei $\alpha$ eine Integrationskonstante bedeutet, „die man erhält, wenn man $t = 0$ setzt. D. h. $\alpha$ enthält die Anfangsbedingung, die aus der Beobachtung zu entnehmen ist. Die Zahl e ist die Wachstumszahl des betreffenden Tieres, sie mißt die Geschwindigkeit, mit der der Zuwachs erfolgt. Die theoretische Ableitung führt also zu dem Resultat, daß eine verhältnismäßig einfache Beziehung zwischen der Wachstumszeit und der Lineardimension der Tiere zu erwarten ist." Gute Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung nach der obigen Formel wies Pütter (S. 311) für den Hummer (Homarus americanus nach Hadleys Messungen) nach. Auch für verschiedene Schellfische, Gadus aglefinus (Lees Messungen), G. morrhua (Hjort; D'Arcy Thompson), Schollen, Pleuronectes platessa (Norwegen und Barentsee — Heincke; Ostsee Johannsen) und Heringe, Clupea harengus (Britische Gewässer, Kattegatt, Far-öer, Island — Hjort) genügte dieselbe einfache Formel, ebenso für die Forelle, Salmo fario, im Süßwasser (Lee). Für manche Partien von Heringen sowie für die Forelle nach ihrer Wanderung ins Meer glaubt aber Pütter einen Alternsfaktor heranziehen zu sollen, der ein rascheres Absinken des Wachstums, als es nach der einfachen Formel erfolgen sollte, bewirke. Es scheint mir zweifelhaft, ob dessen Einführung bei den Fischen gerechtfertigt ist. Beim Hering ist es wohl von vornherein unwahr-

scheinlich, daß die einen Rassen einen Alternsfaktor haben sollten, wenn die anderen ohne auskommen. Nun kann sich Pütter darauf berufen, daß auch seine für den Hering (1920, S. 29) aufgestellte Überlebenstafel die Einführung eines Alternsfaktors notwendig gemacht habe, weil sonst die höheren Altersklassen viel zu schütter besetzt seien. Bei genauerer Betrachtung seiner Tabellen zeigt es sich aber, daß bis zum 14. Jahre ein Alternsfaktor entbehrlich ist, wie Pütter selbst angibt: „Wenn also ein Alternsfaktor überhaupt einen nachweisbaren Einfluß auf die Absterbeordnung des Herings hat, so hält sich dieser Einfluß bis zum 14. Jahre jedenfalls noch innerhalb der Grenzen der Fehler, auf die man bei so geringem und wenig homogenem Material gefaßt sein muß.“ Bei den höheren Altersklassen ist aber die Übereinstimmung bei der durch einen Alternsfaktor korrigierten Formel kaum besser als bei der unkorrigierten. Meiner Meinung nach hat die sehr plötzliche Abnahme der über 14 Jahre alten Fische eine ganz andere Ursache, nicht eine innere, sondern eine rein äußerliche. Es wird nämlich die zunehmende Größe selbst als begrenzender Faktor für das Überleben auftreten, da die Maschengröße der Netze einer bestimmten Fischgröße nicht mehr das Passieren selbst bei günstigster Schlüpfrichtung gestatten, mithin bei fortgesetzter intensiver Befischung keine Überlebenden über diese Größe mehr liefern wird. Offenbar liegt diese Größe zwischen 14. und 15. Jahre, so daß noch ein Teil entkommen kann, der unter 15 Jahre ist. Darüber hinaus werden aber nur die wenigen Ausnahmsfische getroffen, die nie mit einem Netze Bekanntschaft gemacht haben oder das Glück eines Loches ausnutzen konnten. Die Abnahme großer Exemplare bei intensiver Vernichtung wird übrigens von Pütter (1919, S. 31) selbst bei der Schollenfischerei angegeben und ist eine bei jagdbarem Wilde, z. B. Hirschen, sehr bekannte Erscheinung, die sich auch in bezug auf große und kleine Tierarten überall dort bemerkbar macht, wo der Mensch sein Vernichtungswerk an der Fauna ausübt: zuerst verschwinden die großen Tiere, die ihm nicht zu entgehen vermögen, während die kleineren Tierarten sich noch erhalten. Die Größe selbst tritt als „begrenzender“ Vernichtungsfaktor auf (die langsamere Vermehrung und das langsamere Wachstum der großen Tiere spielt dabei bloß eine sekundäre Rolle, wie sich aus der Vergleichung von Wolf und Fuchs, Hirsch und Reh, Wildschwein und Hase ergibt.) Übrigens ist Pütter (S. 30) vorsichtig genug, alle nötigen Vorbehalte in Betreff der Genauigkeit der für den Hering berechneten Werte zu machen, die er mit den sichereren für den Menschen bloß vergleicht, um das Methodische eines solchen Vergleiches zu zeigen.

Bezüglich der Forelle, deren in das Meer gewanderte ältere Jahrgänge einen Alternsfaktor notwendig machen sollen, dürfte auch das für den Hering Bemerkte gelten, wenngleich aus den von Pütter gebrachten Daten sich nicht wie dort aus der Absterbeordnung Schlüsse ziehen lassen, da er keine Sterbetafel gibt. Für die Forellen der oberösterreichischen und bayrischen Seen ohne Meereswanderung ist die ganz ungemeine Abnahme der größten Altersklassen schon aus den in den dortigen Gasthäusern hängenden alten Bildern ungewöhnlich großer Fische zu erkennen, die um ein Vielfaches die jetzige Maximalgröße übersteigen. Manche mit der Ökologie der Tiere weniger vertraute Leser mögen nun glauben, die Abnahme der Größe unserer Fische, ebenso wie jene der Krebse, die sich auf den Märkten der letzten Jahrzehnte sehr fühlbar gemacht hat, beruhe auf einer ungünstigen Beeinflussung der Gewässer durch die vom Menschen hervorgerufenen Verunreinigungen mit Fabriksabfällen, die ihrerseits die Nahrungstiere vernichten, und daß die kümmerliche Ernährung an dem geringen Wachstum Schuld sei, so daß nicht gerade jüngere, sondern kleinere, aber eben erwachsene Tiere den größten Teil des Bestandes ausmachen. Um klar zu sehen, müssen wir die Begriffe „arterwachsen" oder „idiometrisch" und „enderwachsen" oder „teleometrisch" einführen (Przibram, vgl. Vitalität, 1913, S. 84). Diese beiden Zustände liegen z. B. für den Menschen nicht weit voneinander, man kann sogar sagen, sie seien fast identisch, denn nach Eintritt der vollen Geschlechtsreife hat er die für seine Rasse charakteristische Größe bald erreicht und behält dieselbe zeitlebens bei.

Ganz anders bei Krebsen und Fischen. Nach der bei relativ geringer Größe erreichten Geschlechtsreife wachsen diese Tiere in der Regel beträchtlich weiter, erreichen ein Stadium der größten Produktion von Geschlechtsprodukten, sie sind nun „arterwachsen". Aber auch darüber hinaus geht die Größenzunahme, wenn auch langsamer, fort und es kann die für die betreffende Art mögliche „Endgröße" erreicht werden; bloß diese Exemplare sind „enderwachsen". Eine wirkliche durchschnittliche Abnahme der „arterwachsenen" Größe ist nur insoferne wahrscheinlich, als die Eier der Wirbeltiere mit der Größe der Mutter bis zu einem gewissen Alter zunehmen und größere Nachkommen erzeugen (Fische, Girardinus caudimaculatus — Przibram und Walther 1914; Perca fluviatilis; Lurche: Salamandra maculosa, S. atra, Rana esculenta, R. temporaria; Kriechtiere: Emys, Clemmys, Testudo; Säugetiere: Equus, Bos, Canis, Homo — Halban 1910. Vögel: Gallus — Przibram und Walther 1914). Diese Gesetzmäßigkeit gilt auch

für nach der Geschlechtsreife fortwachsende Krebstiere (Daphnia — Papanicolau und Agar, Lit. in Przibram und Walther, S. 428). Hingegen besteht keine solche Beziehung bei den Insekten (Sphodromantis — ebenda), welche ihr Wachstum noch vor Erlangung der Geschlechtsreife völlig beenden.

# 14. Formgleichgewicht und Formpotential.

Die Formeln Pütters zu einer allgemeinen Theorie des Wachstums sind bloß unter gewissen Voraussetzungen gültig, wie er selbst zu wiederholtenmalen betont. Prüfen wir diese zunächst auf ihre prinzipielle Berechtigung, so müssen wir gleich bei seinem ersten Satze Halt machen: „Das Wachstum erreicht sein Ende nicht dadurch, daß keine neuen arteigenen Stoffe mehr erzeugt und zu der für die Tierart wesentlichen Struktur zusammengefügt werden, sondern dadurch, daß der Stoffaufbau und der Stoffzerfall sich das Gleichgewicht halten.“ Wir brauchen nicht dem naivtuenden Ausspruch G. Wolffs (1905, S. 19) beizustimmen, daß von einem Gleichgewichte beim Wachstum überhaupt nicht gesprochen werden dürfe, und ein Triton, dem ein Bein amputiert wurde, höchstens im Gleichgewicht beim Gehen gestört sei. Neben diesem statischen Gleichgewichte unterscheidet ja auch der Physiker das dynamische Gleichgewicht, welches durch Gegenwirkung von stationären Kraftströmen zustande kommt. Aber an dem Beispiele der Insektenimago sehen wir das Wachstum tatsächlich durch die Einstellung des Neubaues von Körperzellen begrenzt. Stoffaufbau und Stoffzerfall halten sich hier nur insoferne im dynamischen Gleichgewichte, als es sich um den Betriebstoffwechsel handelt, worunter auch die Produktion von Keimprodukten zu rechnen ist, welche ja am strukturellen Aufbau des tragenden Tierkörpers nicht beteiligt sind. Diese Ausnahme ist für Pütter nicht bedenklich, da er ohnehin auf die Ungültigkeit einer zweiten Voraussetzung gerade für die kleinen Insekten aufmerksam macht, nämlich den nicht der Oberfläche, sondern wahrscheinlich der Masse proportionalen Aufnahmestoffwechsel. „Solange die Wachstumsgeschwindigkeit noch nicht durch das Verhältnis von Oberfläche und Inhalt begrenzt wird, hat es keinen Sinn, die Lineardimension als Funktion der Zeit darzustellen, sondern für diesen Teil der Wachstumskurve muß man sinngemäß die jeweilige Masse als Funktion der Zeit betrachten. Käme die Anhäufung von Stoffwechsel-

produkten nicht in Betracht, so müßte die jeweilige Masse ausgedrückt sein durch die Gleichung $g = a e^{kt}$. Hier bedeutet g das Gewicht zur Zeit t, $\alpha$ das Anfangsgewicht und k den Vermehrungsfaktor, der zunächst als konstant anzusetzen wäre. Häufen sich die Stoffwechselprodukte an, so muß k kleiner werden, denn um so langsamer erfolgt die Massenzunahme." Als Beispiel bringt nun Pütter eine Berechnung nach den von Tangl (1919) für die Raupen von Bombyx mori gegebenen Daten. „Der Seidenspinner verhält sich während dieser Zeit in bezug auf die Massenzunahme in der Tat nicht viel anders wie eine Bakterienkultur, die sich unter konstanten Bedingungen vermehrt. Es findet in etwa 70 Stunden immer eine Verdoppelung des Gewichtes statt. Wie die Begrenzung des Wachstums erfolgt, ist nicht sicher zu sagen, nur die langsame Abnahme des Wertes von k mit der Zeit deutet darauf hin, daß sich doch die Bedingungen des Stoffumsatzes allmählich verschieben und so eine Wachstumshemmung bewirken" (Pütter, 1920, S. 337 bis 338). Wir haben Ähnliches bei der Gottesanbeterin gesehen; auch für die stets nur mit geringer Größe ansetzenden Embryonen großer Formen braucht die Störung des Oberflächen-Volumverhältnisses sich nicht geltend zu machen, damit würde, wie auch Pütter angibt, die Kurve des Menschen für die ersten Embryonalwochen, und die anderer junger Tiere übereinstimmen. Nach Pütter ist der Sauerstoffverbrauch bei Bakterien, Kieselschwämmen und Insekten tatsächlich der Masse und nicht der Oberfläche proportional. Allein die neuesten, sehr genauen Untersuchungen des Stoffwechsels bei erwachsenen Menschen (Harris und Benedict, 1918, 1919) und Kindern (Harris und Benedict, 1920) haben die Unzulänglichkeit der Formel $h = a \cdot h_a$ ergeben, wo h die Hitzeproduktion (= Abgabe von Wärmeenergie), $h_a$ die mittlere Wärmeproduktion für die Zeiteinheit und Quadratmeter a die Oberflächengröße bedeutet. Wärmeerzeugung beim Menschen und damit der Stoffwechsel ist nicht „proportional der Körperoberfläche und nicht dem Körpergewichte", wie bisher geglaubt, sondern etwa gleichmäßig mit diesen beiden Variabeln korreliert. Am besten konnte die Wärmeabgabe für das männliche Geschlecht von wenigen Monaten bis 70 Jahren durch die rein empirische Formel wiedergegeben werden, welche $h = 66{\cdot}4730 + 13{\cdot}7516\, w + 5{\cdot}0033\, s - 6{\cdot}7550\, a$ lautet. Darin ist h = totale Wärmeproduktion in 24 Stunden, w = Gewicht in Kilogrammen, s = Höhe in Zentimetern, a = Alter in Jahren. Es ist klar, daß diese empirische Formel an dem Fehler der Einbeziehung der „Höhe" leidet, die, wie wir ausführten, als Statur gar kein richtiges Maß abgeben kann. Wieso herrscht aber eine gute Übereinstimmung zwischen

den von Pütter auf Grund seiner dynamischen Auffassung des Wachstums und dem Oberflächensatze berechneten Zahlen und den tatsächlichen Beobachtungen bei einer Reihe größerer Tiere verschiedener Klassen? In seinen Formeln spielt die Geschwindigkeit des Aufbaues und des Abbaues eine Rolle. Auf seiner Tabelle 27 (S. 335) sind Werte für diese Geschwindigkeiten angegeben, aber es handelt sich nicht um Beobachtungen, sondern wieder bloß um Ziffern, die aus den Formeln abgeleitet worden sind. Die Übereinstimmung seiner berechneten mit beobachteten Werten bezieht sich nur auf die Möglichkeit, Geschwindigkeit des Zuwachses durch eine lineare Funktion der Tiergröße auszudrücken. Da in der Formel $k \cdot \lambda^2 - k'\lambda^3$ der Aufbauquotient k und der Abnutzungsquotient k′ nicht durch Beobachtung bekannt sind, so läßt sich daraus auch nicht bestätigen, ob tatsächlich der Grenzzustand $k \cdot \lambda^2 - k'\lambda^3 = 0$ mit um so größerer Geschwindigkeit erreicht wird, je größer die Differenz zwischen $k \cdot \lambda^2$ und $k'\lambda^3$ noch ist. Wieso gelingt es aber tatsächlich Pütter mit der Formel die beobachteten Zuwachswerte in Einklang zu bringen? Das hat, wie ich nun zeigen möchte, seinen Grund in der allgemeineren Bedeutung seiner Ableitung, die gar nicht an die von ihm gemachten Voraussetzungen gebunden ist. In seiner Formel $\lambda = L\,(1 - \alpha e^{-\frac{ct}{L}})$ ist ja weder Aufbau noch Abbau direkt enthalten; er konnte diese gar nicht aufnehmen, weil ihre Werte im einzelnen nicht bekannt waren. Tatsächlich vorkommen tut die Grenzgröße des Tieres L, eine Anfangsgröße x und die Wachstumszahl c, welche die Geschwindigkeit mißt, mit der der Zuwachs erfolgt. Die Formel ist so aufgestellt, daß der Forderung genügt wird, das wachsende System strebe dem Grenzzustande mit um so größerer Geschwindigkeit zu, je weiter es noch von demselben entfernt sei. Das kann aber natürlich auch dann geschehen, wenn der hypothetischen Gleichung $k \cdot \lambda^2 - k \cdot \lambda^3 = 0$ keine Gültigkeit zukommt. Seit vielen Jahren bemühe ich mich (Kristallanalogien, 1904, Vortrag Boston, 1907, Anw. Mathematik, 1908, Frankfurt, 1911, Vitalität, 1913 usf.) ebenfalls eine dynamische Auffassung der Formbildung zu gewinnen, die sich auf der ganz allgemeinen energetischen Vorstellung stützt, daß Gleichgewichtsstörungen mit um so größerer Geschwindigkeit verlaufen, je weiter sie noch vom Gleichgewichtszustande entfernt sind. Schreiben wir jeder formbildenden Kraft ein „Potential“ zu, wie es uns von der elektrischen Spannung, von der Temperatur, vom Gefälle der Wasserkraft als Intensitätsfaktor der Energie bekannt ist, so können wir darunter die Fähigkeit, eine bestimmte Form auszubilden oder eine bestimmte

Struktur aufzubauen verstehen, ohne über die Natur dieses Vorganges uns konkrete Vorstellungen machen zu müssen. Stehen zwei Körper mit verschiedenem Potentiale in leitender Verbindung, so findet ein Ausgleich des Potentiales statt, wobei die Geschwindigkeit des Ausgleiches der noch herrschenden Potentialdifferenz proportional ist, also um so mehr abnimmt, je näher der Gleichgewichtszustand rückt. Wir sehen nun, daß Pütters Formel der Ausgleichung von Potentialdifferenzen entsprechen könnte, wenn die Lineardimension der Tiere ein Maß für Potentialdifferenzen abgeben kann. Betrachten wir das Wachstum als Formvergrößerung, so haben wir es mit Abgrenzung von Raumteilen gegen die Umgebung zu tun. Jedem Vortragen eines Begrenzungspunktes durch die formbildende Energie wird seitens der Oberflächenkräfte ein Widerstand entgegengesetzt. Bei jeder Entfernung zweier Teilchen längs der Oberfläche wird Energie benötigt. Stehen die Begrenzungspunkte der Oberfläche miteinander in verschiebbarer Verbindung, was bei dem besonderen Aggregatzustande der lebenden Materie meistens der Fall ist, zumindest während des Wachstums, so wird ein Gleichgewicht in der Formbegrenzung bloß dann anhalten können, wenn den gegen das Innere wirkenden Oberflächendrucken gleiche, entgegengesetzt nach außen wirkende Kräfte gegenüberstehen. An den Stellen stärkster Krümmung müssen den größeren Oberflächendrucken größere Formbildungskräfte entsprechen. Die Formbildungskräfte müssen also am größten sein in der Richtung der längsten Achse eines einzelligen Organismus, am kleinsten in der Richtung der kürzesten Achse. Damit knüpfen wir wieder an die frühere Überlegung an, daß für die Erklärung einer kugeligen Form keine anderen Kräfte als der Oberflächendruck notwendig sind, jede Abweichung aber mit besonderen Kräften motiviert werden muß. Jeder Organismus, welcher verschiedene Achsen besitzt, ist daher aufzufassen als ein System, in dem die Größe der formbildenden Kräfte nach verschiedenen Richtungen (Achsen) verschieden groß ist. Wird nun während des Wachstums die Begrenzungsform beibehalten, so heißt das nichts anderes, als daß das Verhältnis der formbildenden Kräfte in den verschiedenen Richtungen sich nicht geändert habe. Die von einem beliebigen Punkte der Begrenzung zurückgelegte Strecke gibt uns ein Maß der formbildenden Energie, welche zu dieser Vergrößerung der Form benötigt worden ist. Soll keine Verschiebung von Energie längs der Oberfläche, also keine Formveränderung statthaben, so muß aber die Potentialdifferenz der formbildenden Kräfte zwischen je zwei Punkten der Oberfläche während eines Zeitteiles gleich sein und auch wieder in weiteren Zeitteilen, wobei

aber der absolute Wert des Potentiales verschieden sein kann; steigt das Potential, so wird es zu einer Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit kommen, sinkt es, so sinkt auch diese, denn Potential ist ja Wirkungsfähigkeit für Raumeinheit. Das eigentliche Wachstum ist an die Teilungsfähigkeit der Zellen gebunden. Die größte Teilungsfähigkeit und das größte Potential an formbildenden Kräften werden wir einzelnen Zellen zuschreiben. Ihr Formbildungspotential stammt nachweislich aus der Wechselwirkung von Kern und Plasma, denn nach Entfernung des Kernes ist der Plasmaleib nicht mehr imstande, verschiedene Formen auszubilden, sondern nimmt, den Oberflächendrucken preisgegeben, kugelförmige Gestalt an. Analog dem elektrolytischen Grundgesetze, daß die in der Zeiteinheit vom elektrischen Strome abgeschiedenen Mengen von Elektrolyten der Strommenge proportional sind, für denselben Stoff gleich groß, können wir annehmen, es seien die von einer spezifischen Zelle zum Aufbau oder zur Abscheidung in spezifischer Form gelangenden Massen ebenfalls den Mengen der Formbildungsenergie proportional. Wie jene nach dem Ohm schen Gesetze der elektromotorischen Kraft oder dem Potentialgefälle proportional ist, wobei der reziproke Proportionalitätsfaktor „Widerstand" heißt, so können wir den Formbildungsmengen proportionale „formomotorische" Kräfte entsprechen lassen, welche in gleichem Materiale einen gleichen „Widerstand" erfahren. Der Widerstand ist in beiden Fällen gleich der Potentialdifferenz, die zwischen der Ein- und Austrittsstelle des Stromes bestehen muß, damit die Strommenge gleich 1 werde. Ist das Potentialgefälle (h) zwischen zwei Stellen zeitlich konstant, so spricht man von einem stationären Strome, bei ihm fließt durch gleichen Querschnitt in der Zeiteinheit gleiche Strommenge $i = \frac{h}{t}$ oder $e = it$, die elektrolytisch abgeschiedenen Stoffmengen sind dann der Zeit des Stromflusses proportional, $g = \alpha kt$. Beim Formbildungsprozesse der Zelle haben wir es nun mit der besonderen Art eines Stromes zu tun, dessen Arbeit in der Erzeugung neuer Stromquellen beruht. Bleiben alle neuerzeugten Stromquellen der alten in bezug auf Konstanz und Stärke des Stromes gleich, so erhalten wir das Bild sich in geometrischer Progression vermehrender „Elemente", so daß die abgeschiedenen Stoffmengen die Form $g = \alpha e^{kt}$ annehmen, welche wir für die Massenzunahme der Einzelligen kennen gelernt haben. Dieselbe Überlegung gilt aber auch für Mehrzellige, deren Zellen im Zusammenhange bleiben, solange alle Zellen sich regelmäßig weiter teilen, wie etwa bei der Gottesanbeterin und wahrscheinlich den meisten Arthropoden, den Jugendstadien

von Vertebraten und anderem Wachstum mit rascher Zellteilungsfolge. Halten wir das Bild des Stromes weiter bei und sehen wir zu, welcher Verlauf der Wachstumskurve zu erwarten wäre, wenn nicht alle Zellen wieder ebensolche „Elemente" liefern, sondern die Ströme nicht konstant blieben. Beim Erlöschen irgendeines Vorganges ist (worauf auch Friedenthal hinweist) nicht zu erwarten, daß er plötzlich aufhört, sondern die meisten Vorgänge zeigen ein allmähliches Abklingen Handelt es sich aber um einen Gleichgewichtszustand, der auf der Ausgleichung irgendwelcher Potentialdifferenzen beruht, so muß erwartet werden, daß dies um so langsamer geschieht, je näher das Endgleichgewicht rückt. Nehmen wir die ursprünglich konstanten „Lebens"-ströme der Zellen als von begrenzter Dauer an, so wird auch das Wachstum, sobald sich das Potential der Zellteilungsfähigkeit senkt, zuerst um so rascher abnehmen, je weiter sein Potential noch vom Nullpunkte am Ende der Lebenszeit, bei der Endgröße L, ist, indem immer mehr Zellen die Teilung einstellen oder auch die Teilungen langsamer erfolgen. Dem Erlöschen der Zellteilungsfähigkeit werden wir nun verschiedene Ursachen zuschreiben können, je nach der Verschiedenheit der Wachstumseigenheiten diverser Tierklassen. Bei den Insekten ist es offenbar die völlige Umwandlung oder „Metamorphose" der larvalen Körper zu Imagines, welche eine derartige Veränderung der Körperzellen bewirken, daß sie überhaupt nicht mehr als „formbildende Elemente" zu wirken vermögen. Bei den verwandten Krustazeen findet mit der Geschlechtsreife keine solche durchgreifende Umwandlung statt, die Krebse wachsen und häuten weiter, warum nimmt trotzdem die formbildende Energie im Verhältnis ihrer linearen Größe ab? Wir haben mit Widerständen zu rechnen, die bei zunehmender Länge anwachsen. Betrachten wir jede in einer Wachstumsrichtung verlaufende Zellreihe als einen Leiter, so ist nach der elektrischen Analogie der Widerstand solcher hintereinander geschalteter Leiter die Summe der einzelnen Widerstände und sind alle Leiter von gleichem Widerstande, was für gleiche Zellen wohl höchst wahrscheinlich ist, so ist der Gesamtwiderstand gleich dem n-fachen Einzelwiderstande. Da die Strommenge i gleich ist der motorischen Kraft h dividiert durch den Widerstand, $i = \frac{h}{w}$, so ist bei gleichbleibender Strommenge $k = \frac{h}{n}$ und die Zahl n ist ein Maß der Potentialdifferenz h, denn $nk = h$. Mit steigendem Widerstande bei gleichbleibender motorischer Kraft muß die Strommenge und mit ihr die Zuwachsmenge sinken. Da dieselbe

Betrachtung sich auf jede Richtung anwenden läßt, so haben wir nun die gewünschte Beziehung zwischen Lineardimension $\lambda$ und Wachstumszeit gewonnen, sobald der Widerstandsfaktor merkliche Größe erreicht. Bei fixer Zellgröße von der Länge l ist jede Lineardimension ausdrückbar durch $\lambda = n l$, aber auch bei Aneinanderreihung verschiedener Zellen wird die Betrachtung nicht ungültig, solange die Proportionalität der Form durch proportionale Vertretung derselben Zellgattung gewahrt wird. Trotz unveränderten Formbildungspotentiales, das sich in dem Beibehalten der Zellteilungsfähigkeit durch alle Körperzellen ausspricht, wird also mit zunehmender Größe Verlangsamung des Wachstums stattfinden, wie sich dies bei den großen Krebsen, z. B. dem Hummer, und bei den Fischen zu erkennen gibt. Ein eigener Alternsfaktor, der auf einer Abnahme der Zellteilungsfähigkeit einzelner Zellgruppen oder einer Abnahme des Potentiales aller über die Wahrscheinlichkeit des Absterbens infolge längerer Exposition äußeren Gefahren gegenüber beruht, läßt sich hier, wie ich darzulegen versucht habe, jedoch nicht mit genügender Sicherheit nachweisen. Wohl aber ist ein solcher deutlich bei jenem Wachstumstypus kenntlich, dem der Mensch angehört. Wir wissen aber auch, daß es sich hier um ein relativ zur wahrscheinlichen Lebensdauer frühzeitiges Erlöschen der Wachstumsfähigkeit handelt. Sicher verlieren hier viele Zellen die Teilungsfähigkeit und der Körper besteht immer mehr und mehr aus teilungsunfähigen „Apoplasmen". Ähnlich wie bei den Insekten scheint hier die Abnahme der Teilungsfähigkeit der Körperzellen auf einem Übergange der meisten formbildenden Kräfte auf die Keimzellen zusammenzuhängen. Doch besteht ein wesentlicher Unterschied in der bei den Insekten bis zur Geschlechtsreife unvermindert bleibenden Teilfähigkeit fast aller Zellen, während bei den Säugern eine frühzeitige Abnahme der Teilungsfähigkeit einsetzt. Vielleicht ist die bedeutende Größe im Sinne obiger Auseinandersetzungen schuld, die ein rasches Anwachsen der Formbildungswiderstände veranlaßt, sodann aber jedenfalls das Beibehalten nicht teilfähiger Zellen, die den Widerstand erhöhen, ohne zur Formbildung beizutragen. Es ist eine weitere, gründliche Bearbeitung vieler Tierarten in bezug auf ihr Wachstum notwendig, um alle Übergänge zwischen den verschiedenen Wachstumstypen aufzudecken. Dieses lohnende Feld vergleichender Wachstumslehre ist noch äußerst wenig bebaut. Wir werden jedoch im Abschnitte über Regeneration sehen, daß die hier vorgebrachten, gewiß sehr hypothetisch anmutenden Ausführungen nicht bloß an die vorangehenden, sondern auch an die folgenden Probleme sich passend anfügen.

---

# 15. Formstörung und Wiedererzeugung.

Die Erscheinung der Wiedererzeugung verlorener Teile oder Regeneration war bereits im grauen Altertume bekannt. Gehört die lernäische Schlange, aus deren abgeschlagenen Köpfen je zwei neue hervorsprießen, bloß dem griechischen Mythus an, so finden sich schon bei Aristoteles Beispiele wirklich beobachteter Regenerationsfälle. Die Erneuerung des abgebrochenen Eidechsenschwanzes und der Krebsschere sind solche, die auch in allen späteren Zeiten die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt haben. Aber erst als die Erfindung des Mikroskopes eine gründliche Erforschung der kleinen und einfacher gebauten Tierformen, namentlich der in Gewässern sich aufhaltenden, erlaubte, wurde der Umfang unserer Regenerationskenntnisse wesentlich erweitert und mit Erstaunen sahen Trembley und Roesel von Rosenhof im Süßwasserpolypen ein Miniaturbild der lernäischen Hydra vor sich, das mehrere Kopfenden und Tentakelkränze nach Verletzung sprießen ließ. Bonnet entdeckte, daß nicht bloß diese zuerst den Pflanzen zugezählten Hydren, sondern auch kleine Würmer des Süßwassers mitten entzweigeschnitten sich zu ganzen ausbilden, und der Abbé Spallanzani machte mit dem Regenwurme ähnliche Erfahrungen. Überaus rasch verläuft die Regeneration bei entzweigeschnittenen Infusorien, so daß man an Goethes Zauberlehrling erinnert wird, dessen zum Wasserträger verzauberter Besen nach dem Entzweischlagen aus jeder Hälfte einen neuen Wasserträger bildet: „Wehe, wehe, beide Teile stehen in Eile schon als Knechte völlig fertig in die Höhe" Als ein Wunder wie der verzauberte Besen sind auch die regenerierenden Tiere betrachtet worden und noch bis auf den heutigen Tag sind manche Philosophen der Ansicht, daß es zur Erklärung der Regenerationen und verwandter Regulationen notwendig sei, eine eigene „Entelechie" in Anspruch zu nehmen, eine Wirkungsweise, die den anorganischen Erscheinungen völlig abgehe. Dieser Versuch der Neo-vitalisten (Driesch u. a.) ist selbstverständlich als Rückschlag gegenüber den von den Neo-präformisten (Weismann u. a.) ange-

nommenen Reservekeimen, welche überall dort „schlummern“ sollen, wo es vielleicht einmal oder auch mehreremale zur Regeneration kommen wird, die aber nirgends im Tierreiche nachzuweisen sind. Vergegenwärtigen wir uns zunächst den Verlauf einer typischen Regeneration und trachten wir das Wesentliche, ohne zunächst eine Hypothese heranzuziehen, hervorzuheben. Schneiden wir einem Tiere irgend einen Teil ab, so werden wir einen verschiedenen Erfolg haben, je nach der verwendeten Tierart, der Entwicklungsstufe, dem entfernten Teile und sonstigen Umständen. Es kann das Leben überhaupt erlöschen, sei es durch Verbluten, sei es durch Unfähigkeit die zur Lebenshaltung notwendigen Bewegungen der inneren Organe auszuführen, sei es durch Infektion der Wunde mit nachfolgender Vergiftung. Diese tödlichen Bedingungen müssen wir selbstverständlich vermeiden, wenn wir überhaupt die Regenerationserscheinungen studieren wollen. Zweitens kann es zu einem Wundverschlusse kommen, der eine Lebensfähigkeit gewährleistet. Es ist dies bei allen Regenerationen das erste Stadium, aber auch, wo keine Wiederherstellung des verlorenen Teiles nachfolgt, kommt es im allgemeinen zu einem solchen Verschlusse. Er besteht aus den durch Kontakt mit dem äußeren Medium erstarrenden Körperflüssigkeiten (Blutgerinnung usf.) und den sich von den Wundrändern vorschiebenden Hautzellen, was jedenfalls bei kleinen Strecken bloß durch Wanderung, nicht durch Neubildung unter Zellteilung geschieht. Dieses Stadium ist kurz nach der Amputation selbst bei so gut regenerierenden Organen wie die Chorda der Kaulquappen nachweisbar (Sutherland, 1915; vgl. auch Metcalf, Trans. Am. Microsc. Soc., XXXIV, 167, 1915.) Drittens mag es nun aber zu Zellteilungen kommen und durch das Wachstum der neugebildeten Zellen der betreffende Teil wiederhergestellt werden. Dieses Stadium ist also das für die Regeneration charakteristische. In der Tat finden wir nur dort, wo das Wachstum noch fortschreitet, die Fähigkeit zur Regeneration gegeben; ein Satz, der sich aber nicht umkehren läßt, denn nicht überall, wo das Wachstum normalerweise fortschreitet, ist Regeneration entfernter Körperteile möglich, was wir Menschen ja sehr zu bedauern haben. Allerdings dürfen es besondere Wachstumsarten sein, welche hier und in anderen besonderen Fällen die Regeneration ausschließen, worauf wir später noch zurückzukommen haben. Entsprechend der größeren Wachstumsfähigkeit niedriger Entwicklungsstufen und jüngerer Tiere ist die Regeneration bei niedrigeren Tierformen und jugendlicheren Exemplaren größer als bei hochstehenden und alten Tieren (Lit. Przibram, Exp. Zool. II, 1909, 219). Erlischt die Regeneration im Alter,

so wird auch ein in Regeneration befindlicher Teil aufhören weiterzuwachsen, sobald das wachstumsunfähige Alter erreicht ist, und daher die im Verhältnis zum übrigen Körper richtige Größe nie mehr erreichen. Wenn jedoch noch genügend lange Zeit zum Wachstum vorhanden ist, so kann erfahrungsgemäß das richtige Verhältnis wiederhergestellt werden. Damit ist nun auch gesagt, daß die Regeneration eine Beschleunigung des normalen Wachstums sein muß. Am deutlichsten veranschaulichen wir uns das, wenn wir das Wachstum einer unverletzten mit der einer regenerierenden Gliedmasse der Gegenseite etwa bei einem verwandelten Molche vergleichen. Wir haben gesehen, wie langsam bei diesen Amphibien das Wachstum nach der Metamorphose vor sich geht. Das normale Bein wird in mehreren Monaten kaum merklich an Länge zugenommen haben; während derselben Zeit ist aber das Regenerat der Gegenseite vielleicht fast zur normalen Länge herangewachsen. Man könnte nun einwenden, es handle sich nicht um eine Beschleunigung des normalen Wachstums entwickelter Molche, sondern um eine Wiederholung der Wachstumsgeschwindigkeit jüngerer Molche, deren Größe der jeweiligen Regeneratgröße entspräche. Nach dieser Anschauung wäre es aber zu erwarten, daß die ersten Regenerationsstufen larvale Charaktere tragen sollten, was nicht der Fall ist. Sicher widerlegen läßt sich der Einwand bei jenen Tierarten, deren Larvenstadien mit unverminderter Wachstumsgeschwindigkeit durchlaufen werden, denn hier sollten ja dann die ersten Regenerationsstadien ebenfalls mit unverminderter Geschwindigkeit an Größe zunehmen. Versuche an der Gottesanbeterin (Przibram, 1915, 1917) zeigten mir auf das klarste, daß die Regenerationskurve nicht diesen Verlauf hat, sondern die anfänglich gegenüber der normalen Gegenseite stark gesteigerte Zunahme des regenerierenden Beines (des zweiten oder dritten Paares) rasch abnimmt und sich dann allmählich dem Wachstumstempo der normalen Gegenseite nähert. — Eine Durchmusterung aller bekannten Regenerationsverläufe (1918, 1919) ergab überall dieselbe Kurvenform, unabhängig von der Wachstumsart der gemusterten, fast allen Tierstämmen angehörigen Spezies. Es erscheint die von mir seit 1896 vertretene Anschauung gerechtfertigt, es sei die typische Regeneration nichts anderes als eine Beschleunigung der ohnehin vor sich gehenden physiologischen Regeneration der wachsenden Gewebe. Diese qualitative Aussage wurde wesentlich vertieft durch die Feststellung des quantitativen Verlaufes, wie er sinnfällig in den Regenerationskurven uns entgegentritt. Wenn wir die in gleichen Zeiten zugewachsenen Regeneratlängen als absolute Größen betrachten, wie es

früher stets geschah (z. B. Durban, 1909), so erhalten wir eine Kurve, welche aus einem ansteigenden und absteigendem Aste besteht. Es wird der Eindruck hervorgerufen, als ob die Regeneration zuerst nur eine geringe, dann immer mehr zunehmende Beschleunigung des Wachstums darstelle, die später wieder abnehme, um das normale Wachstumstempo wieder zu erreichen. Bei der Besprechung des erstmaligen Wachstums haben wir die relative Wachstumsgeschwindigkeit eingeführt und diese Einführung motiviert. Auch bei der Regeneration gibt erst die Berücksichtigung relativer Werte ein anschauliches Bild der Vorgänge. Als „relative Regenerationsgeschwindigkeit" $v_r$ bezeichne ich den Quotienten aus der Regeneratgröße R zu einer späteren Zeit (t + n) durch die Regeneratgröße r einer früheren Zeit (t), also $v_r = \frac{R}{r}$ oder $\frac{r_{t+n}}{r_t}$. Infolge des Regeneratwertes 0 zur Zeit der Operation muß dann formell jede Regenerationskurve mit einem unendlich hohen Werte beginnen, denn jede endliche Zahl durch 0 dividiert ist $= \infty$ zu setzen. Ein anfänglich aufsteigender Kurvenast könnte nicht existieren und da tatsächlich alle auf solche Art berechneten Regenerationskurven (1919) nur einen abfallenden Ast enthalten, so könnte man meinen, der aufsteigende Ast der absoluten Regeneratkurve würde nur durch Außerachtlassung der zur ferneren Regeneration beitragenden bereits regenerierten Masse vorgetäuscht werden. Dies ist aber nicht ganz zutreffend. Auch das zuerst auftretende Regenerationsinkrement muß doch von irgendwo sein Material beziehen, es ist daher gewiß unzulässig, die Ausgangsgröße mit Null zu identifizieren. Tatsächlich beobachtet man am Anfange der Regeneration eine kurze Periode, während welcher von typischem Wachstume nichts zu bemerken ist. Man hat dies mit Schockwirkung oder Schädigung der angeschnittenen Zellen zu erklären gesucht und ich habe selbst bei den Sphodromantisversuchen Umgruppierung von Zellen beschrieben, welche einige Zeit beansprucht, ehe wieder das Wachstum aufgenommen wird. Diese letztere Auffassung ist ebenso wie das Zugrundegehen angeschnittener Zellen durch die angeführten Arbeiten von Sutherland und Metcalf an Amphibien bestätigt worden. Für Kaulquappen von Rana clamitans schreibt Zeleny (1916, S. 105): „während der ersten zwei bis vier Tage nach der Operation ist Regeneration auf Zellwanderung von den alten Geweben ohne Zellteilung beschränkt". „Der von Minot (1908) für gewöhnliches Wachstum verwendeten Perzentinkrement-Methode folgend und Länge statt Gewicht verwendend, weil letzteres nicht

mit genügender Genauigkeit bestimmt werden könnte, . . . sind die Werte für die sechs (von Z. untersuchten — Ref.) Perioden ausschließlich der ersten, 106, 23, 12, 5, 0.“ „Nach dem vierten Tage sind die Zuwüchse zum regenerierten Material fast völlig das Resultat von Zellteilung. Vom Ende des vierten zum Ende des sechsten Tages wird das Material im Durchschnitte, in Länge, jeden Tag mehr als verdoppelt. Nach dieser Zeit sinkt der Prozentzuwachs rasch. Der Wechsel von Periode zu Periode wird in graphischer Form in Fig. 55 (Z.) wiedergegeben. Die Kurve ist eine logarithmische ganz ähnlich jener von Minot für Wachstum erhaltenen. Es sollte jedoch nicht vergessen werden, daß sowohl Regeneration als auch gewöhnliches Wachstum zweifellos einen rasch ansteigenden Ast haben, falls der allererste Anfang der Prozesse mit berücksichtigt wird.“ Es spricht gewiß nicht zu ungunsten der befolgten quantitativen Methode, daß Zeleny und ich zu gleicher Zeit denselben Verlauf der Regenerationskurve festgestellt haben, während der Weltkrieg es verhinderte, daß wir gegenseitig von unseren Arbeiten etwas erfahren.[1]) Die empirisch gefundenen Daten lassen sich aber auch in ausgezeichneter Weise mit unserer beim Wachstum gemachten Einführung einer in der Zellteilung sich dokumentierenden „formomotorischen“ Kraft bis ins einzelne hinein begründen. Haben wir dort bei der Vergrößerung der Lineardimension eine Zunahme des Widerstandes gegen weitere Formbildung mit der Abnahme der Zellteilungsgeschwindigkeit im Alter und daher der sinkenden Wachstumskraft in Zusammenhang gebracht, so müssen wir nun erwarten, daß bei der mit dem Verluste von Teilen vor sich gegangenen Reduktion der Lineardimension des abgeschnittenen Organes eine entsprechende Verminderung des Widerstandes, mithin auch eine Vermehrung der Formbildungskraft eintreten solle. Bezeichnen wir das Potentiale der Formbildung am Ende einer Achse zu irgendeiner Wachstumszeit mit p, so wird bei Abschnitt eines Stückes dieser Achse eine Erhöhung auf den Wert P stattfinden, und die Potentialdifferenz P—p wird eine Beschleunigung des Wachstums, welche die „Regeneration“ darstellt, ergeben. Diese Potentialdifferenz wird aber ebenso wie bei allen

[1]) Zeleny's Studies on the Factors Controlling the Rate of Regeneration trägt den Vermerk: Copyright 1915 by the University of Illinois; distributed November 29, 1916.

H. Przibram, Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burm. III. Länge regenerierender und normaler Schreitbeine, erschien als vorläufige Mitteilung Akademischer Anzeiger XIII. 1915; ausführlich: Archiv für Entwicklungsmechanik. XLIII, eingegangen 3. Juli 1916, ausgegeben 6. November 1917.

sonstigen durch einmaliges Einwirken einer Störung entstandenen Gefällen einem Ausgleich zustreben, bis sie wieder den für das betreffende Wachstum des Tieres gültige dynamische Gleichgewicht erreicht hat. Bekanntlich geschieht die Geschwindigkeit eines Ausgleiches von verschiedenen Potentialen nach dem einfachen Satze der Proportionalität zur Potentialdifferenz. Daraus folgt, daß die Geschwindigkeit des Ausgleiches zuerst sehr rasch, dann immer langsamer, endlich mit fast unmerklicher Geschwindigkeit verlaufen muß, wie es tatsächlich bei unserer Regenerationskurve der Fall ist. Es läßt sich noch genauer der Satz so formulieren, daß die Ausgleichsgeschwindigkeit der Ablaufszeit verkehrt proportional sei. Das stimmt mit der von Zeleny (1916) hervorgehobenen logarithmischen Verlaufe der prozentuellen Regenerationskurve und mit meinen zu wiederholtenmalen (seit 1908) vorgebrachten hyperbolischen Kurven der Regeneration überein. Die wirksame Potentialdifferenz, welche ich früher bloß als einfachste Annahme mit der Länge des abgeschnittenen Teiles proportional gesetzt hatte (1917, S. 9 u. 10), hat nun durch die Erwägungen über den Wachstumsstrom und die Bedeutung der Lineardimension für den Widerstand eine theoretische Rechtfertigung erfahren. Bei den Wachstumsmessungen an Sphodromantis hatte ich den Versuch unternommen, zahlenmäßig unter der genannten Annahme $P - p = K\,v$ die Konstante K zu berechnen: sie ergab sich zu $151{\cdot}6 + 29{\cdot}5$; als Kurve aufgetragen zeigten die Werte keinen „Gang". Hier war P durch die definitive Aufbaugröße eines Körperteiles = Z ersetzt, welche als Resultat der proportionalen Formbildung gedacht war, und p durch r, der jeweils erreichten Regeneratgröße, welche dieser entsprechend die Aufbaugeschwindigkeit jeweils herabsetzte. Die Regenerationsgeschwindigkeit $v_r$ war als Quotient aus der Regeneratgröße (R) am Ende der Zeit dividiert durch die Regeneratgröße (r) zu Anfang der Zeit t bekannt und analog der Wachstumsgeschwindigkeit ohne Verlust $v_w = \frac{W}{w}$. Die Beschleunigung, welche das Wachstum bei der Regeneration erfährt, ist dann $v = \frac{v_r}{v_w}$. Da in dem gegebenen Falle die Regeneratlängen nicht in gleichen Zeiträumen, sondern von Häutung zu Häutung bestimmt waren, so war auch noch durch die zwischen den Häutungen verstrichene Zeit t dividiert worden, um besser vergleichbare Zahlen zu erlangen; die ganze Formel lautete also $Z - r = \frac{K}{t} . \frac{v_r}{v_w}$. Da $v_w$ bei den häutenden

Arthropoden ohne vollständige Verwandlung, wie wir ausführlich dargelegt haben, von Häutung zu Häutung sich gleichbleibt, und zwar für die Länge bei der Gottesanbeterin, wie meist, $= 1 \cdot 26$ (oder $\sqrt[3]{2}$) beträgt, so konnte diese Zahl mit der Konstanten K zu einer kleineren Konstanten $k = \frac{K}{v_w}$ oder $\frac{K}{1 \cdot 26}$ vereinigt werden, wodurch sich die vereinfachte Formel $Z - r = k \cdot \frac{v_r}{t}$ ergab. Wenn von vornherein gleiche Zeiten, nicht Häutungsintervalle, verwendet werden, so kann natürlich auch noch der verwendete Zwichenraum zwischen den Messungen als Zeiteinheit $t = 1$ angesehen und dieser Faktor aus der Formel eliminiert werden, die nunmehr lautet: $Z - r = k \cdot v_r$. Eine weitere Vereinfachung gestattet die Verwendung solchen Materiales, welches bei großer Regenerationsgeschwindigkeit ein so geringes normales Wachstum hat, daß dieses vernachlässigt, mithin $v_w = 1$ und $v = \frac{v_r}{1}$, mithin $Z - r = k \cdot v$ gesetzt werden kann. Ein solches Materiale stellen in nahezu idealer Weise die von Zeleny verwendeten Kaulquappen von Rana clamitans dar, wenn sie auf einer solchen Größenstufe operiert wurden, bei der der Schwanz normalerweise keine wesentliche Vergrößerung mehr zu erfahren hatte; hier brauchen wir nicht erst die Endgröße z des Schwanzes zu ermitteln, sondern setzen an Stelle derselben die Länge des Schwanzes (P) zur Zeit der Amputation. Die Formel hat nun ihren ganz einfachen Ausdruck: $P - p = k \cdot v$ angenommen, d. h. bei gleich großen Exemplaren ist die Regenerationsgeschwindigkeit der Entfernung des Regeneratendes vom Schwanzende proportional. Wir werden nun sehen, daß Zeleny tatsächlich diese Zahlenverhältnisse gefunden hat, als er die Entfernung der Schnittfläche vom Ende des Schwanzes variierte. Da es sich hiebei jedoch um Versuche über die Abhängigkeit des Regenerationsverlaufes von inneren Faktoren, nicht bloß um den allgemeinen Verlauf der Regenerationskurve selbst gehandelt hat, so wird die Darstellung auf das folgende Kapitel verschoben, welches von den Beziehungen der Regeneration zu inneren und äußeren Faktoren zu handeln hat.

---

# 16. Verlustgröße und Ersatzgröße.

Es ist ein oft wiederkehrendes Motiv in Legenden und Märchen, wie ein Gefäß trotz Entnahme des Inhaltes doch immer wieder gefüllt erscheint. An solche märchenhafte Zustände werden wir erinnert, wenn der Organismus um so rascher Wiedererzeugung betreibt, je mehr ihm entnommen worden war. Und doch können wir formelmäßig ableiten, daß es sich hiebei um keine mystische Erscheinung, sondern um die automatische Wiederherstellung eines gestörten Gleichgewichtes handelt. Ausgehend von der im vorigen Kapitel aufgestellten Formel für Regenerationsgeschwindigkeit $P - p = \frac{K}{t} \cdot \frac{v_r}{v_w}$ erhalten wir eine folgerichtige Diskussion bei Änderung der Ansatzwerte nach Versuchsbedingungen. Bezeichnen wir mit R die Regeneratgröße am Ende der Zeit t, mit r jene zu Beginn dieser Zeit, so können wir an Stelle $v_r = \frac{R}{r}$ setzen. Aus der Einführung dieses Ausdruckes in die eben genannte Formel erhalten wir dann $Z - r = \frac{K}{t} \cdot \frac{R}{r}$, was direkt den bereits als richtig dargelegten Satz ablesen läßt (1917, S. 10), daß

„1. mit zunehmender Regeneration die Regenerationsgeschwindigkeit immer mehr abnimmt.“ „Wir wollen nun aber nicht das ganze Organ entfernen, sondern einen Teil n stehen lassen. Die solcherart geschaffene Potentialdifferenz dürfen wir nicht mehr als Z, sondern bloß als Z — n bezeichnen; setzen wir diesen Ausdruck an Stelle von Z in unsere letzte Formel ein, so erhalten wir „$(Z-n) - r = \frac{K}{t} \cdot \frac{R}{r}$[1])“ und sehen, daß der rechte Ausdruck für die Regenerationsgeschwindigkeit um so kleiner ausfallen muß, je größer n ist, d. h. wir lesen aus unserer Formel ab, daß unter sonst gleichen Bedingungen

[1]) In der Originalabhandlung sind die beiden Faktoren des rechten Ausdruckes irrtümlicherweise durch einen Beistrich, statt durch einen Punkt vereinigt.

2. mit Wanderung der Verluststelle in distaler Richtung die Regenerationsgeschwindigkeit immer mehr abnimmt und ebenso,

3. je später an analoger Stelle der Verlust erlitten wurde, um so geringer die Regenerationsgeschwindigkeit (weil dann n absolut größer ist).

Verstehen wir unter spezifischer Regenerationsgeschwindigkeit den absoluten Regenerationszuwachs innerhalb einer bestimmten Zeit dividiert durch eine die relative Größe verschiedener Exemplare zueinander angebende Zahl (also etwa die Gesamtlänge des Tieres oder des normalen Teiles zur Verlustzeit), so ist dieser relative Regenerationszuwachs durch die Formel $\frac{R - r}{t \cdot x}$ ausgedrückt. Nehme ich als Vergleichsteil die absolute Regeneratgröße zu einer bestimmten anfänglichen Zeit, so kann ich $\frac{R - r}{t \cdot r} = \frac{1}{t}\left(\frac{R}{r} - 1\right)$ schreiben und sehe sofort, daß auch diese Zahl mit steigendem n abnehmen muß, da ich in unserer früheren Gleichung an Stelle von $\frac{R}{t \cdot r}$ auch $\frac{1}{t}\left(\frac{R}{r} - 1 + 1\right)$ einsetzen kann, ohne daß die Beziehung zur linken Seite geändert werden kann. Wir können also noch ablesen:

4. je größer unter sonst gleichen Bedingungen der Verlustträger ist, besser gesagt, je näher er seiner Endgröße kam, um so geringer ist die spezifische Regenerationsgeschwindigkeit.

Wir können nun von der Richtigkeit der letztgenannten Ableitung uns wieder durch Berechnung der spezifischen Regenerationsgeschwindigkeit überzeugen. Wählen wir für die zu vergleichenden Regenerationsserien ein entsprechendes Stadium aus und messen dessen Regeneratlängen (R), so muß die Division[1]) dieser Längen durch die zur Amputationszeit bestandene Länge des entfernten Teiles (x) ein Maß für spezifische Regenerationsgeschwindigkeit sein, denn $\frac{R - O}{x}$ muß ebenfalls die mit der Zunahme von x fallenden Werte zeigen. Als entsprechendes Intervall wählte ich" bei den Versuchen an Sphodromantisbeinen „das dem Verluste zweitfolgende Häutungsintervall, weil" „die früheren sehr kleinen Werte der Regenerate allzu große Fehlerquellen mit sich ziehen würden. Auf Tabelle E [1917, S. 18] sind die Resultate für alle meine Regenerationsserien dargestellt. Es zeigt sich, daß bei den Hinterbeinen der betreffende Wert für Amputation in der zweiten

---

[1]) Im Original Druckfehler „Differenzierung".

Häutung 1·23, in der vierten Häutung 1·145, in der fünften 1·12, in der achten 0·882, in der neunten 0·727 betrug. Ebenso fallen die Werte beim Mittelbein vom Verlust nach der dritten Häutung mit 0·945 auf 0·896 nach Verlust in der fünften Häutung."

„Die zur Regeneration geforderte Zeit habe ich als Zeit für den Ablauf von zwei Häutungen überall als für das normale Wachstum gleichen Koeffizienten liefernd zunächst nicht in Betracht gezogen. Da die für ein Häutungsintervall benötigte Zeit mit der Anzahl der Häutungen in der Regel steigt, so würde die Division unsere Werte durch die nach Tagen berechnete Dauer der Regeneration noch weit verschiedenere Werte liefern. Leider sind jedoch die von den einzelnen, zu verschiedenen Zeiten operierten Exemplare auch zu den normalen Häutungsintervallen gebrauchten Zeiten zu unregelmäßig, als daß ein Vergleich der gerade in Betracht kommenden Häutungsintervalle in bezug auf die Tage zulässig wäre." Nach Zeleny (1903) regenerieren größere Schlangensterne Ophyoglypha in der Tat langsamer als kleinere (jüngere), wenn man nicht die absoluten Regeneratgrößen der abgeschnittenen Arme, sondern (Zeleny 1905, S. 14, Anm. 1) deren Verhältnis zur Anfangs(Scheiben)größe, also die spezifische Regenerationsgeschwindigkeit mißt. Das gleiche gilt für den Schwanz der Kaulquappe (Zeleny 1916). Auch unser Punkt 2, daß mit der Wanderung der Verluststelle in distaler Richtung die Regeneration geringer wird, stimmt nicht nur mit den an Sphodromantis (1909, III, S. 581) und an Seesternarmen (Asterias - King, 1898, vgl. Lit. Exp. Zool. II, S. 47 usf.) ohne Messung gemachten Beobachtungen über die raschere Wiederherstellung weiter proximal entfernter Anhänge überein, sondern wird vor allem durch Zelenys quantitativen Angaben an den Kaulquappen von Rana clamitans (1916, S. 105) bewiesen: „Innerhalb weiter Grenzen ist die regenerierte Länge proportional der Entfernung der Schnittfläche von der ursprünglichen Spitze des Schwanzes." Es ist jedoch die Einschränkung zu machen, daß während der ersten Tage nach der Operation keine dem entfernten Stücke proportionale, sondern nach allen Schnittlagen ein und dieselbe Regeneratlänge produziert wird, so daß die spezifische Regenerationsgeschwindigkeit für die kleineren Abschnitte größer ist. Die Erklärung dieser Einschränkung findet sich in dem ganz anderen Charakter der Regeneration während der ersten Periode, nämlich der Abwesenheit von Massenzunahme durch Wachstum, indem, wie bereits erwähnt, bloß eine Verschiebung von Zellen über die Wundfläche stattfindet. Erst nach Beendigung dieses das Entweichen oder weitere Zugrundegehen

getroffener Körperteile verhindernden Vorganges setzt die Wachstumstätigkeit ein. Der relative Vorsprung, den die geringeren Verletzungen auf diese Art erreichen, bleibt längere Zeit noch in den Zahlen für die zum Schwanzende nächsten Abschnitte unter 5 mm bemerkbar, indem sie relativ zu große Regeneratwerte liefern.

Bei häutenden Krustazeen hat Zeleny (1905) für den Süßwasserkrebs, Cambarus propinquus, gefunden, daß die gleichzeitige Entfernung mehrerer Beine auf die Regeneration der Scheren insoferne günstig einwirkt, als dann früher eine neue Häutung eintritt und bei dieser unabhängig von der verflossenen Zeit seit der Operation dieselbe Größe der regenerierenden Schere auftritt. Auch diese Verhältnisse ließen sich aus der Betrachtung der Regeneration als Beschleunigung des normalen Wachstums ableiten, ohne zu neuen Hypothesen greifen zu müssen. Beim normalen Wachstume wird, wie wir wissen, aus den zur Verfügung stehenden Mengen von Nährmaterial sowohl für die Zunahme der Masse des lebenden Tieres als auch für den Ersatz der unterdessen verbrauchten Teile eine gewisse Stoffmenge gebraucht. „Nehmen wir an (Przibram 1905; auch 1908, S. 39), daß eine gegebene Masse M aus dem Reservematerial m zu ergänzen ist, so wird eine Häutung stattfinden, wenn auf jedes zu M gehörige Teilchen eine bestimmte „Ersatzmasse" entfallen ist, also m einen gewissen Wert (eine Konstante k) erreicht hat. Hiezu wird eine gewisse Zeit T benötigt, bis $\frac{m}{M} \cdot T = k$ wird und für die Zeiteinheit ist die Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m\,T}{M.T} = \frac{k}{T} = v_\varepsilon$. Wird die Masse M durch Amputation auf $\mu < M$ verkleinert, wobei die Amputation die ersatzliefernden Reservemassen: Fettkörper, Verdauungsorgane usf. nicht tangieren soll, so daß die Ersatzmasse m fast gleichbleibt, so wird nunmehr $\frac{m\,T}{\mu} > k$ sein, mithin $\frac{m\,T}{\mu\,.\,T} > v_\varepsilon$, d. h. die neue Ersatzgeschwindigkeit wird erhöht sein und die Konstante k früher erreicht sein (in $\tau < T$ Zeit), also auch die Häutung früher eintreten: $\frac{m\,\tau}{\mu\,.\,\tau} = \frac{k}{\tau} = v'_\varepsilon > v_\varepsilon$." „Während der Wachstumsperiode der Organismen ist die Ersatzgeschwindigkeit in der Norm größer als die Verlustgeschwindigkeit ($v_\delta$), also $v_\varepsilon > v_\delta$. Die Differenz aus beiden ergibt die Wachstumsgeschwindigkeit $v_w = v_\varepsilon - v_\delta$. Bei der Regeneration der verlorenen Masse bis zur ersten Häutung ist die Verlustgeschwindigkeit $v_\delta$ als sehr gering anzusehen und in erster Annäherung

zu vernachlässigen, so daß die Wachstumsgeschwindigkeit $v_w = v_\varepsilon = 0$ der Ersatzgeschwindigkeit gleichgesetzt werden müßte, wenn nicht die Regeneration eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit mit sich bringt. Gehen wir auf diesen, bei den Krebsen zutreffenden Fall ein, so haben wir die Ersatzgeschwindigkeit $v'_\varepsilon$ $(= v_w)$ noch mit einem Faktor r zu multiplizieren, die spezifische Regenerationskonstante der Tierart, um die Regenerationsgeschwindigkeit $(v_r)$ zu erhalten: $v'_\varepsilon \cdot r = v_r$. Während der Zeit bis zur ersten Häutung wird also das Regenerat die Größe $v'_\varepsilon \cdot r \cdot \tau$ erreichen; da nun die erste Häutung eintritt, wenn $v'_\varepsilon = \frac{k}{\tau}$ wird, so wird das Regenerat zur Zeit der ersten Häutung die Größe $\frac{k}{\tau} \cdot r \cdot \tau$ erreicht haben; da sich die Zeit eliminiert, k und r Konstanten sind, so heißt dies: das Regenerat erreicht zur Zeit der ersten Häutung (bei gleich großen Individuen usw.) dieselbe Größe, unabhängig von der zur Regeneration verwendbar gewesenen Zeit. Dies Ergebnis ist durch die Versuche von Zeleny vollständig vorweggenommen worden." Seit der Niederschrift dieser Ableitung sind wir nun durch die in früheren Kapiteln dieses Buches ausführlich dargelegten Feststellungen über die von Häutung zu Häutung obwaltende Progression bei den Arthropoden auch noch in den Besitz der Bestätigung unserer früher angenommenen Prämisse gelangt, daß eine Häutung dann eintrete, wenn die Ersatzmasse in einem gewissen Verhältnis zur Grundmasse hinzugetreten sei. Die Masse wird von Häutung zu Häutung verdoppelt und (wenigstens bei der Kutikula) auch noch einmal ausgetauscht, m ist also 3 M. Kehren wir nach dieser Abschweifung nochmals zur genannten Ableitung zurück. ,,Es läßt sich aus der gegebenen Ableitung voraussagen, daß es Fälle geben wird, in denen der Verlust verhältnismäßig so viel neues Material beanspruchen wird, daß trotz Verkleinerung der Anfangsmasse doch keine Erhöhung der Ersatzgeschwindigkeit zustande kommen kann. Die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit nach Verkleinerung einer Masse M auf $\mu \ldots \frac{m\,T}{\mu} > k$ gilt nur unter der Voraussetzung, daß der im Verlaufe der Zeit bis zur nächsten Häutung zugewachsene Teil des Regenerates gegenüber $\mu$ vernachlässigt werden kann. Allgemeiner muß zur Masse $\mu$ auch noch eine Masse $\nu$ hinzugefügt werden, die den durch Regeneration Zuwachs darstellt. Nur wenn derselbe verhältnismäßig gering ist (hochstehende und alte Tiere) kann $\mu - \delta_\nu = \mu$ gesetzt werden. Ist $\nu$ bedeutend (niedrigere und junge Tiere), so kann $\frac{m\,T}{\mu + \nu} \leq k$ werden

und daher $\frac{m\,T}{(\mu+\nu)\,T} \leqq v_\varepsilon$, d. h. die neue Ersatzgeschwindigkeit wird gleich oder sogar geringer sein als im nicht verstümmelten Falle, es wird die Konstante k gleichzeitig oder erst später als normal erreicht werden (in $T_\nu \geqq T$ Zeit) und die Häutung gleichzeitig oder später als normal eintreten: $\frac{m\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = \frac{k}{T_\nu}\,v'_\varepsilon$. Ein solcher Fall ist von Emmel (1906) beschrieben. Ist seit einer Häutung eine bestimmte Zeit (z) vor Eintritt des Verlustes verflossen, so ist auf das später verlorene Glied Ersatzmasse verschwendet (Verschwendung = y) worden, und zwar um so mehr, je später die Gliedmasse entfernt wurde. Es ist daher zur späteren Verteilung um so weniger Ersatzmasse (m′) vorhanden, je später die Amputation erfolgte, je später also Z wird: $m' = m - z\,y$. Setzen wir also in die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$ an Stelle von m ... m′ ein: $\frac{(m - z\,y)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$, so wird mit zunehmender Zeit $Z > z$ auch $\frac{(m - Z\,y)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} < \frac{(m - z\,y)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu}$ und daher $\frac{(m - z\,y)\,T_\nu}{(\mu+\nu)\,T_\nu} < v'_\varepsilon$[1]) und nach analoger Bezeichnung $\frac{m - Z\,y}{\mu+\nu} = v''_\varepsilon$ gesetzt: $v''_\varepsilon < v'_\varepsilon$, d. h. die Ersatzgeschwindigkeit wird um so geringer, also die Zeit bis zur nächsten Häutung um so länger, je längere Zeit seit einer Häutung zur Zeit des Verlustes verflossen war, was wieder mit Emmels Versuchen übereinstimmt. Tragen wir die Tage, welche von einer Häutung bis zum Tage der Amputation verflossen waren, auf der Abszisse, die prozentuelle Zunahme der Zeit zwischen der einen Häutung und der nächsten im Vergleich zur normalen auf den Ordinaten auf, so erhalten wir eine ansteigende Kurve prozentmäßiger Verlängerung der Häutungsintervalle (length of molting periods). (Fig. 4).“ „Da wir die Verlängerung des Intervalles auf die Benötigung einer Masse zu Zwecken des Regenerates zurückgeführt haben, so dürfte bei ein und demselben Versuchsmateriale keine Verzögerung eintreten, wenn keine Regeneration aus irgendeinem Grunde eingetreten war. Und auch dies bestätigen Emmels Versuche: denn einige aus unbekannten Gründen nicht regenerierende Hummer zeigten eher eine Beschleunigung, verhielten sich also wie die älteren und höheren Versuchstiere Zelenys.

[1]) Anwendung d. Math. 1908, S. 42, ist hier ein Druckfehler: Z statt z.

wo $\mu - \nu\partial = \mu$ gesetzt werden konnte, da bei diesen nicht regenerierenden Hummern $\mu - 0 = \mu$ sein mußte."

Bei der europäischen Wasserassel, Asellus aquaticus, nimmt, wie bei vielen Arthropoden, die Dauer zwischen zwei Häutungen mit dem Alter des Tieres zu. Es ließen sich daher hier sehr deutlich alle verschiedenen Möglichkeiten von einer Häutungsbeschleunigung bis zu ihrer Verzögerung je nach den Umständen der Amputation und Regeneration bestimmen. Margarete Zuelzer (1907) erhielt Häutungsbeschleunigung, wenn Anhänge am Häutungstage oder kurz danach abgeschnitten worden waren, und zwar nicht bloß der ersten, sondern auch der zweiten auf die Amputation folgenden Häutung, wie es Zeleny (1905) auch für Alpheus beobachtet hatte. Je mehr Zeit jedoch zwischen Häutung und Amputation verstrich, desto größer wurde die Tendenz zur Verzögerung der ersten auf die Operation folgenden Häutung; Beschleunigung trat erst bei der zweiten und dritten Häutung ein, während die Regeneration fortschritt. Wurde jedoch die Amputation bis ganz kurz vor die erwartete Häutung verschoben, so trat diese gleich ein, und zwar ohne Regeneration; die danach folgende Häutung verzögert sich und liefert Regenerate, und erst die dritte ist beschleunigt, mit fortgeschrittener Regeneration. Als in einem Falle auch bei nicht so kurz vor der erwarteten Häutung durchgeführter Operation die Regeneration während der ersten Häutungsperiode ausblieb, zeigte sich diese ebenfalls beschleunigt.

Nicht häutende Tierformen zeigen ebenso die fortschreitende Regenerationsgeschwindigkeit mit Zunahme der Abschnittlänge wie häutende, so Schlangensterne, Ophioglypha (Zeleny, 1903, 1905); Ophiocoma (Morgulis, 1909) und Seesterne (King, 1898 Lit. im Exp. Zool., II.). Die Geschwindigkeit wächst auch hier mit der Anzahl der entfernten Arme, doch geht dies nur, solange noch ein Arm belassen wird. Ohne Arm geht nämlich der Schlangenstern zugrunde; es wird also in diesem Falle etwas entfernt, dessen Anwesenheit zu einer Produktion der Ersatzmasse überhaupt notwendig ist. Man darf sich ferner nicht vorstellen, es sei gleichgültig, welche Teile entfernt werden, um einen beschleunigenden Einfluß auf die Regeneration eines bestimmten Gebildes ausüben zu können. Zeleny hat (1916) an Axolotllarven entweder bloß ein Vorderbein oder bloß die Hälfte des Schwanzes entfernt, endlich die verschiedenen Kombinationen zwischen ein bis zwei Vorderbein- und der Schwanzamputation durchgeführt. Wenn beide Vorderbeine amputiert worden waren, so erfolgte die Regeneration rascher als bei einseitiger Beinamputation, aber die gleichzeitige Schwanzamputation

hatte keinen Einfluß darauf, mochte sie mit ein- oder beiderseitiger Vorderbeinregeneration zusammentreffen. Ebensowenig wurde umgekehrt die Schwanzregeneration durch die gleichzeitigen Beinregenerationen beschleunigt. Wir müssen also mit Zeleny daraus schließen, daß es auf eine bestimmte Qualität des entfernten Materiales ankommt, und zwar soll dasselbe von gleicher Art sein wie der entfernte Teil, dessen Regeneration beschleunigt werden soll; während die verschiedenen Beinpaare der Krebse ähnlich genug sind, ist dies bei Schwanz und Vorderbein der Amphibien nicht mehr der Fall. Die besonders lehrreichen Beziehungen zwischen gewissen Anhängen der beiden Körperseiten desselben Segmentes sollen uns in einem besonderen Kapitel über die Scherenasymmetrie der Kruster beschäftigen.

---

# 17. Kompensationen.

Legen wir bei heiklen Erwägungen unsere „Worte auf die Goldwage“, während bei Beugung des Rechtes die eine „Wagschale sich tief senkt, die andere jäh emporschnellt“, so zeigt dieser Sprachgebrauch den Unterschied zwischen zwei Gleichgewichtsstörungen an, von welchen die erste bei großer Empfindlichkeit auch nach relativ geringer Störung ein längeres Schwanken um die Ruhelage, die zweite bei großer Massenwirkung die sofortige Erreichung eines neuen, wenn auch nicht des ursprünglichen Zustandes anzeigt. Auch bei Strömen kommen nach Störungen Stromschwankungen vor, die um eine stationäre Lage pendeln, bis endlich ein konstanter Strom wieder erreicht ist. Bei den Gottesanbeterinnen habe ich solche periodische Änderungen der Wachstumsbeschleunigung am Ende der Regeneration des Mittel- oder Hinterbeines öfters beobachtet: „Diese kleinen schließlichen Schwankungen können mit Pendelausschlägen bei Schwingungen einer gestörten Gleichgewichtslage verglichen werden“ (1917, S. 5). Als die jeweils gültige Gleichgewichtslage ist hiebei das Bein der Gegenseite angenommen. Man könnte aber auch überlegen, ob es sich bei dieser Darstellung nicht um einen Fehlschluß handle, insofern die Werte der nicht regenerierenden Beine selbst Abweichungen variations-statistischer Natur in aufeinanderfolgenden Häutungsperioden aufweisen könnten. Bei den genannten Arthropoden wäre dies freilich nicht gerechtfertigt, weil von einer Häutung zur anderen ja fast genau proportionale Vergrößerung der Beine mit den konstanten Quotienten $1{\cdot}26 = \sqrt[3]{2}$ statthat, worüber wir ja wiederholt zu sprechen Gelegenheit nahmen. Nichtsdestoweniger müssen wir bei jeder beobachteten Regeneration eines auf beiden Körperseiten sich spiegelbildlich wiederholenden Anhanges in Betracht ziehen, ob nicht durch die Regeneration auf der einen Seite eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit nicht operierter Gegenseite stattfindet, mit anderen Worten, ob wir die Wachstumsgeschwindigkeit als unabhängig von der Regeneration des bilateralkorrelierten Anhanges be-

trachten dürfen. Diese Betrachtung muß uns um so näher liegen, als wir gerade gesehen haben, daß die Regenerationsgeschwindigkeit der bilateral-korrelierten Anhänge bei Krebsen und Lurchen erhöht ist, wenn auch die Gegenseite entfernt worden war, also keineswegs Unabhängigkeit der Seiten voneinander bestehen kann. Die zahlreichen bislang bekanntgewordenen Fälle kompensatorischer Vergrößerungen oder korrelierter Hemmungen bei Abschnitt solcher Anhänge müssen hier, insofern sie nicht quantitativ untersucht wurden, außer Betracht bleiben (vgl. hierüber Exp. Zool., II., Regeneration 1909 u. V. Funktion, 1914.)

Manche der beschriebenen Kompensationen stellen sich jetzt im Lichte der entwickelten Regenerationstheorie als eine einfache Folge des Verlaufes der Regenerationskurve dar. So hatte M. Zuelzer (1907) in der erwähnten Arbeit über die Wasserassel sich geäußert: „Beiderseits in ungleicher Länge amputierte Fühler neigen zu raschem Längenausgleich: durch ungleiche Regenerationsgeschwindigkeit stellen sie die ursprünglich gleiche Länge wieder her (kompensatorische Regulation) und regenerieren dann erst das an der normalen Länge noch fehlende Stück gleich schnell". Es ist klar, daß auch, wenn der eine Fühler gar nicht amputiert worden wäre, und der andere bei einem Exemplare weiter, bei einem anderen näher zum Kopfe abgeschnitten, der letztere entsprechend größeren Verlustes mit größerer Regenerationsgeschwindigkeit eingesetzt hätte. Dieser Vorsprung an Regeneration wird sich aber immer mehr vermindern, je näher das Regenerat der Höhe kommt, auf der der weniger tief abgeschnittene und daher langsamer regenerierende Fühler der Gegenseite zu gleicher Zeit angelangt ist. Es ist also gar nicht notwendig, daß bei den Fühlern der Assel eine Korrelation beider Seiten an dem Ausgleiche besonderen Anteil hat, vielmehr könnte dieselbe Regenerationsgeschwindigkeit auch an dem einen Fühler, aber in verschiedener Höhe, regenerierenden Exemplaren erwartet werden. Eine besondere Anwendung des Korrelationsprinzipes erheischen hingegen jene Tiere, welche homologe Gliedmaßen mit verschiedener Ausbildung auf den Körperseiten besitzen, so daß die Störung des Formgleichgewichtes nicht dieselbe sein kann, je nachdem der Anhang der einen oder der anderen Seite entfernt worden war.

Ein geeignetes Untersuchungsmaterial boten die „heterochelen" Krebse, seit ich bei meinem Aufenthalte an der Neapler Zoologischen Station 1900 an den Pistolenkrebschen, Alpheus, entdeckt hatte, wie nach Autotomie ihrer größeren „Knack"-Schere die kleinere „Zwick"-Schere sich zu einer Knackschere umformte (Lit. in Exp. Zool., II., Reg.,

S. 101 ff). Die Differenzierung der Scheren ist bei diesen und vielen anderen heterochelen Krebsen eine quantitative und qualitative. Die klobigere, mit gröberen Konturen versehene Knack- oder Knotenschere, welche auch beim Kämpfen den Ausschlag gibt, kann kurz als K-Schere, die kleinere, weniger massive und meist auch kürzere Zwick- oder Zähnchenschere als Z-Schere bezeichnet werden. Bei den ersten Häutungen pflegen noch keine oder keine großen Unterschiede zwischen den Scheren beider Körperseiten zu bestehen, sie sind noch gleich lang und wenig ausgesprochen in der Form. Doch setzt dann eine raschere Entwicklungsgeschwindigkeit der einen Schere ein, welche nun den K-Charakter immer deutlicher annimmt, während die andere Schere in ihrem ursprünglicheren weniger differenzierten Zustande verharrt, dabei aber den Z-Charakter ausprägt. Die Differenzen zwischen den Scheren beider Körperseiten werden mit zunehmendem Alter immer größer (Alpheus — Przibram, 1905; Heterochelie, S. 241; Homarus Herrick, Brooks, Eriphia — Duncker, 1904, Portunus — Zeleny, 1908; Gelasimus — Yerkes, Duncker, 1904 usf.), wenigstens was die Quantität anbelangt. Mit zunehmender absoluter Größe wird jedoch die Zwickschere der K-Schere im Charakter ähnlicher, was dafür spricht, daß es sich bei dem ganzen Vorgange um eine durch das Voraneilen der K-Schere bewirkte Entwicklungshemmung der Z-Schere handelt, die bei genügend langer Entwicklungsdauer aber dem K-Charakter zustrebt. Der Differenzierungszustand der K-Schere ist also eine Funktion des in der Größendifferenz sich ausdrückenden Entwicklungsvorsprunges und der Zeitdauer. Dürfen wir die einfachste Beziehung zwischen Differenzierung und Alter annehmen, nämlich Proportionalität zwischen der Größenzunahme der Scheren (v) und der Entwicklungszeit (t) so gibt uns das Produkt $v t . k$ einen Ausdruck für den Differenzierungszustand (d), wobei k eine spezifische, für jede Krebsart zu ermittelnde Konstante zu bedeuten hat, auf deren relativen Wert bei verschiedenen Arten wir noch zu sprechen kommen. Amputieren wir durch Autotomie in einem bestimmten Alter (t) die rechte (r) K-Schere und lassen dieselbe eine Zeit ($t_r$) regenerieren, so erhalten wir für das Regenerat $d_r = v_r . t_r . k$ und für die nicht amputierte linke (l) Schere $d_l = v_l . t_l . k$, wobei durch die Regeneration, wie wir wissen, eine Beschleunigung des Wachstums stattfindet. Infolge dieser Beschleunigung hätten wir also $v_r > v_l$ zu setzen; hingegen ist das Alter der nicht operierten Schere $t + t_r$, nämlich der Entwicklungszeit, bis zur Operation der rechten Schere, vermehrt um die Regenerationsdauer dieser, also jedenfalls $t_l > t_r$. Verbinden wir in den für die beiden Scheren aufgestellten

Differenzierungsformeln die entsprechenden Ausdrücke durch Ungleichheitszeichen, so bekommen wir

$$\begin{matrix} d_r = v_r \cdot t_r \cdot k \\ \vee \wedge \\ d_l = v_l \cdot t_l \cdot k \end{matrix}$$

. Da die Artkonstante an ein und demselben Krebse nicht verschieden sein kann, so kommt es für die Differenzierung zwischen beiden Scheren darauf an, in welchem Verhältnis die regenerative Beschleunigung zur Wachstumsgeschwindigkeit steht, denn $\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{v_l} \cdot \frac{t_r}{t_l} \cdot \frac{k}{k}$. Es ergeben sich drei Möglichkeiten.

I. Das Verhältnis $\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r\, t_r < v_l\, t_l$, somit $d_r < d_l$, d. h. der Differenzierungszustand der regenerierenden Schere geringer als der der nicht amputierten, es wäre Umkehr der Scherendifferenzierung zu erwarten.

II. $\frac{v_r}{v_l} > \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r\, t_r > v_l\, t_l$, somit $d_r > d_l$, d. h. der Differenzierungszustand des Regenerates ist gleich höher als jener der Gegenseite, es fände direkte Regeneration der K-Schere wieder zur K-Schere statt.

III. $\frac{v_r}{v_l} = \frac{t_l}{t_r}$, dann $v_r\, t_r = v_l\, t_l$, somit $d_r = d_l$, der Differenzierungszustand beider Scheren wäre noch auf gleicher Höhe geblieben.

Um numerische Werte für unsere Formel zu gewinnen, müssen wir die Entwicklungszeit (t) bis zur Operation, die Regenerationsdauer ($t_r$) und den Größenzuwachs kennen, den jede Schere von der Zeit t bis $t_r$ erhalten hat; dieser Größenzuwachs ist beim Regenerate gleich diesem selbst, bei der anderen Schere gleich ihrer Größe zur Zeit $t_r$ vermindert um jene zur Zeit t. Als Größenmaße stehen mir Längenmessungen zu Gebote, und solche sind, wie wir bei früheren Gelegenheiten sahen, als Indizes für Entwicklungsgeschwindigkeiten verwendbar. Die nach Wilsons (1903) und Brooks (1892) Daten für Alpheus heterocheles, eigenen für A. dentipes, A. platyrrhynchus und A. ruber durchgeführte Rechnung zeigt für die bei den Versuchen verwendete Krebsgröße den erwarteten Ausfall, nämlich die Umkehrung Fall I., indem $\frac{d_r}{d_l} = \frac{61}{100}$ bis $\frac{68}{100}$, also die nichtoperierte l-Seite im Vorsprung gegen r ist. Für wesentlich größere Hummer, Homarus vulgaris, wird hingegen die von Morgan, Emmel und mir beobachtete direkte

Regeneration der K-Schere durch die Rechnung $\frac{d_r}{d_l} = \frac{185 \text{ bis } 370}{100}$ ebenfalls richtig dem Falle II zugeordnet. Endlich läßt sich für die Krabben, Carcinus maenas und Portunus depurator nach Meeks und eigenen Daten annähernd $d_r = d_l$, nämlich $\frac{d_r}{d_l} = \frac{80 \text{ bis } 90}{100}$ berechnen. In der Tat ist auch im Differenzierungszustand der Scheren bei den ersten zwei auf die Autotomie der stets rechts gehörigen K-Schere folgenden Häutungen kein großer Unterschied zu bemerken; doch erfolgt entsprechend dem wenn auch kleinen Vorsprunge der linken Schere später Umkehr. Daß es sich tatsächlich um relative Geschwindigkeiten, nicht um spezifisch-konstante Erscheinungsformen handelt, dafür liefern Versuche den Beweis, die eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit herbeiführen, z. B. eine Herabsetzung durch Zertrennung des Scherennerven:

a) Wilson durchschnitt bei Alpheus nach Autotomie der K-Schere den Nerven der Z-Schere und erhielt dann zwei Scheren mittlerer Differenzierung. Wenn die Durchschneidung die Entwicklungsgeschwindigkeit auf $\frac{1}{y}$ ihres Wertes herabgesetzt hatte, so kann unsere Formel $\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r}$ in $\frac{v_r}{v_l : y}$ *) $= \frac{t_l}{t_r}$ übergehen, mithin auch diesem Fall gerecht werden.

b) Werden beide Scheren einfach autotomiert, so erhalten wir aus unserer Formel $\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r \cdot t_n}{v_l \cdot t_n}$ direkte Regeneration zur Antwort, da ja $t_n$ sich eliminiert, $v_r > v_l$, mithin $d_r > d_l$, was Versuche erwiesen haben.

c) Setzen wir nun die Entwicklungsgeschwindigkeiten herab, indem wir nach beiderseitiger Autotomie bei beiden Scheren die Nerven durchtrennen, also $v_r$ auf $\frac{v_r}{y}$ und $v_l$ auf $\frac{v_l}{y}$, indem wir den Einfluß der Durchtrennung je mit $\frac{1}{y}$ bewerten, so ändert sich ebenfalls nichts an der Scherendifferenz, denn $\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{y} \cdot t_n : \frac{v_l}{y} \cdot t_n = \frac{v_r}{v_l}$; hier wurde auch von Wilson direkte Regeneration erhalten.

---

*) In Przibram, Anwendung elementarer Mathematik ist S. 47 in dieser Formel das Divisionszeichen im Nenner versehentlich fortgeblieben.

d) Wird nicht die K-, sondern die Z-Schere allein amputiert, so

$d_r = v_r . t_r$

tritt entsprechend V, direkte Regeneration ein, indem die

$d_l = v_l . t_l$

größere Geschwindigkeit der K-Schere durch die regenerative Beschleunigung der Z-Schere nicht eingeholt werden kann, weil diese Beschleunigung ja mit der Zeit ab-, der Vorsprung der K-Schere aber zunimmt. Wohl aber kann es bei einer aus irgendeinem Grunde (Infektion?) erfolgenden Verzögerung der Regeneration der Z-Schere zu einer Verstärkung des Vorsprunges der K-Schere kommen, wie ich es z. B. bei Carcinus maenas beobachtet habe.

e) Wird die rechte K-Schere total exstirpiert, so wird dadurch eine Pause in der Regeneration hervorgerufen, da erst anderswoher durch Umordnung Material beschafft werden muß, die Regenerationsgeschwindigkeit ist also auf $\frac{1}{y}$ herabgesetzt. Bei gleichzeitiger Autotomie der Z-Schere ergibt sich $d_r = \frac{v_r}{Z} . t_n$ und $d_l = v_l . t_n$, also $\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{Z} . t_n : v_l . t_n$ und $\frac{v_r}{Z} < v_l$, mithin $d_r < d_l$. Hier sollte also die alte Z-Schere nicht mehr von der K-Schere eingeholt werden. Beobachtet ist bei Alpheus das Stadium, in dem die Z-Schere wieder als solche regeneriert, die andere Schere den Zustand wie kurz nach einer Autotomie aufweist, was also sicher eine Umkehr erwarten läßt.

f) Bei Alpheus heterocheles (und anderen) ist die Ausbildung der Z-Schere im weiblichen Geschlechte gegenüber gleichalterigen Männchen gehemmt. Es ist also ♂ $v_l >$ ♀ $v_l$, während bei der K-Schere kein solcher Unterschied besteht, also bei Autotomie ♂ $v_r =$ ♀ $v_r$. Danach ist das Verhältnis $\frac{♂\, d_l}{♂\, d_r} < \frac{♀\, d_l}{♀\, d_r}$, d. h. der Differenzierungsunterschied zwischen der neuen linken K-Schere und der regenerierenden rechten Z-Schere muß beim ♂ weiter vorgeschritten sein, als beim ♀; gerade meldet Wilson: „In beiden Geschlechtern ist die kleine Schere, die vom Stumpfe der großen regeneriert, vom weiblichen Typus (Fig. 2, D, C, F), während in beiden die sich wieder bildende große Schere intermediär ist zwischen der voll entwickelten großen Schere und der kleinen Schere des Männchens." „Berücksichtigung der Geschlechtsunterschiede zeigt ferner die interessante Tatsache, daß die umgewandelte kleine Schere des ♂ bei demselben Zeitablauf höher modifiziert ist als die des ♀".

Aber auch bei Autotomie und gleichem Geschlechte hängt es innerhalb jeder heterochelen Krebsart (mit Ausnahme der auch sonst stark asymmetrischen, und wie es den Anschein hat, darum in der Scherenasymmetrie festen Paguriden) noch von der Totalgröße ab, ob sie Scherenumkehr oder direkte Regeneration aufweisen, so daß bei Größen über 10 mm Karapaxlänge wenigstens vorübergehend zwei Z-Scheren vorhanden sind. So hat selbst beim Hummer Emmel (1907) die Umkehr für allerjüngste Stadien wahrscheinlich gemacht; nur bei Gelasimus, der nur im ♂ heterochelen Winkerkrabbe, sind bisher keine genügend kleinen Tiere operiert worden, um Umkehr beobachten zu lassen (nach Baudouin, 1903, 1906, vgl. auch Przibram, 1917, Transitäre Scherenformen der Winkerkrabbe, A. f. Entwm. XLIII, 1917, soll Umkehr in der Gattung vorkommen). Ich habe mich früher darüber gewundert, daß gerade bei den größeren, älteren Tieren die Regenerations- gegenüber der Wachstumsgeschwindigkeit der Gegenseite das Übergewicht erhalten solle, da man doch eher an eine Abnahme der Regeneration mit dem Alter zu rechnen hätte. Die vorliegende Ausarbeitung der Regenerationstheorie gibt uns aber nun ohne Einführung einer besonderen Hypothese die Erklärung: je größer der heterochele Krebs wird, um so größer ist bei Autotomie einer K-Schere der Verlust im Verhältnis zur Gesamtmasse, daher um so größer die Regenerationsbeschleunigung, und zwar aus mehreren Ursachen. Erstens haben wir gehört, daß die Scheren auf Kosten des übrigen Körpers zunehmen, als wir die Zunahmsquotienten von Häutung zu Häutung besprachen; zweitens sei des gerade mit der zunehmenden Differenzierung beider Scheren puncto Länge sich vergrößernden Vorsprunge der K-Schere gedacht; drittens kann noch darauf verwiesen werden, daß die distaleren Glieder der K-Schere weit stärker an Länge zunehmen, als die proximal der praeformierten Bruchstelle liegenden. Da wir die Länge des entfernten Teiles proportional dem Formbildungspotentiale setzten, so muß die Regeneration von Anfang an mit höheren Werten einsetzen, je größer der entfernte Teil ist, damit kann sie aber den Vorsprung zur Ausbildung der K-Schere erlangen.

Es bedarf noch einer Erörterung, wieso die Grenze der Umkehr oder direkten Regeneration bei den bisher daraufhin untersuchten Krebsen, die überhaupt umkehren können, bei derselben Größe liegt. Eine vollständige Lösung wird erst gegeben werden können, wenn mehr quantitative Untersuchungen, namentlich über die Wachstumsgeschwindigkeit der heterochelen Krebse gemacht sein werden. Vorläufig vermag ich bloß einen Hinweis auf eine mögliche, einfachste

Lösung zu machen: Wenn bei den marinen Dekapoden die Wachstumsgeschwindigkeit nicht stark nach den Arten variiert (vgl. oben Kap. relatives Wachstum), so daß die großen Formen besonders durch längere Entwicklungsdauer vor den kleinen ausgezeichnet wären, so würde die gleiche Karapaxlänge gleichem Alter entsprechen, in unserer Formel also t für jede Art einer und derselben Länge entsprechen. Da wir den Versuchen gleiche Regenerationsdauer geben können und die Differenzierungskonstante sich eliminiert, so bliebe als Variable bloß die von der Abschnittlänge direkt abhängende Regeneration übrig Da bei gleicher Wachstumsgeschwindigkeit infolge des immer gleichen hyperbolischen Verlaufes der Regenerationskurve auch die Regeneration bei den verschiedenen Krebsarten eine gleiche Wachstumsbeschleunigung hervorrufen müßte, so wird die von der Größe des Tieres abhängende absolute Scherenlänge allein das Verhältnis bestimmen. Wir würden dann folgern können, daß Arten mit besonders großer K-Schere auch noch bei Größen unter 10 mm Karapaxlänge direkt regenerieren (vielleicht Gelasimus?), solche mit wenig differenter noch über der Grenze (das trifft ja bei Krabben wohl zu).

---

# 18. Physiologisches Gleichgewicht; Dissimilation und Assimilation.

„Die Welt hält im Getriebe — der Hunger und die Liebe", ein Dichterwort für die Bezeichnung der Störung des leiblichen und seelischen Gleichgewichtes als Ursache des Ablaufes der biologischen Erscheinungen! Aviditas et Cupiditas, das Grauen vor der Leere des Magens wie vor der Leere der Sinne, beides Abarten des „Horror vacui", jenes mystischen Triebes, der das Wasser in den artesischen Brunnen hinaufziehen sollte, später entlarvt als die automatische Wiederherstellung eines Gleichgewichtes der Wassersäule mit dem Luftdrucke (vgl. Przibram, 1911, Frankfurt, und Exp. Zool., IV., 1913, S. 128). Wenn wir die akzidentelle Regeneration ebenfalls als eine solche automatische Wiederherstellung eines gestörten „Form"gleichgewichtes aufgefaßt, anderseits als eine Beschleunigung der ohnehin vor sich gehenden Wachstumsprozesse definiert haben, so ergibt sich die Folgerung, daß auch eine Störung des Wachstums anderer Art der automatischen Rückkehr zur normalen „Wachstumslage" zustreben soll. Bezeichnen wir als „physiologische" Regeneration die fortwährend im Körper vor sich gehende Auswechslung abgenutzter Teile oder Zellen, so müßten wir erwarten, zwei Kurven nach demselben Muster wie jene der akzidentellen Regeneration verlaufen zu sehen: die Wiederaufnahme des Wachstums nach Hunger, der einen Verlust an Stoff im ganzen Körper erzeugt hat, und die Rückkehr der durch starke Eindrücke gereizten Sinnesorgane zu ihrem normalen Zustande, die „Assimilation" im Sinne Herings, welche die durch „Dissimilation" unter dem Einflusse des Reizfaktors zerstörten Stoffwechselprodukte wieder zu regenerieren hat.

Daß nach Gewichtsverlusten bei Mensch und Tier eine besonders rasche Gewichtszunahme erfolgt, sobald die schädigende Ursache, Krankheit oder Unterernährung, beseitigt wird, ist ja eine allbekannte Tatsache. Es lohnt sich aber nachzusehen, ob sich hiebei zuerst eine sehr rasche, dann abfallende, endlich zum Stillstande kommende Größe feststellen läßt Die in der biologischen Versuchsanstalt in Wien

von S. Morgulis (1912, S. 668) durchgeführten Hunger- und Wiederauffütterungsversuche an Triton cristatus ergaben im Durchschnitte aus fünf Exemplaren einen Gewichtsquotienten von 0·70 für die erste, von 0·49 für die zweite Auffütterungswoche. Bei größeren Substanzverlusten konnte die anfängliche Zunahme sogar über die Masse der gereichten Nahrung hinausgehen, indem verhältnismäßig mehr Wasser aufgenommen wurde. Das Auffüttern nach 7 bis 8 Wochen Hungerns geschah nicht immer mit Erfolg, weil die Tiere oft schon am dritten oder vierten Tage zugrunde gingen; auch kam es häufig vor, daß sie eine Zeit lang das Futter verweigerten und infolgedessen weiter an Gewicht abnahmen. Diese Möglichkeit müssen wir auch bei Versuchen an Säugetieren im Auge behalten und uns daher nicht über gelegentliche mangelnde Zunahme in den ersten Auffütterungstagen wundern. Mit diesem Vorbehalte dürfen wir auch die Daten von Osborne und Mendel (1912; Mendel, 1916) für die weiße Ratte als Belege anführen. Es handelt sich hiebei um Ratten, deren Wachstum durch Entzug bestimmter Nahrungssubstanzen fast ganz vereitelt und dann durch Zufuhr dieser wieder gesteigert worden war. Es kann, nach den gegebenen Diagrammen zu urteilen, eine Latenzperiode (1916: ♂ 1298, 1960) bis zur Wiederaufnahme des Wachstums vorkommen, was aber nicht die Regel ist; sobald aber überhaupt die Zunahme einsetzt, ist die Wachstumsgeschwindigkeit ganz bedeutend gegenüber der normalen gesteigert (1912: Fig. 59, ♀ 189; 60, ♀ 381; 61, ♀ 340; 62, ♀ 196; 63, ♀ 240; 1916: Fig. I, ♂ 708, 1291) und sinkt dann wieder herab. Morgulis (1911) hatte sowohl für Tritonen, Diemyctylus viridescens als auch für die Ratte untersucht, wie sich die Zellgröße beim Hungern verhält. In beiden Tieren fand er eine Abnahme der Größe einzelner Zellen und in ihnen eine wenigstens, beim Molche aber im Verhältnis zum Zellvolumen geringere Abnahme des Kernes. Es könnte also die Störung der Kernplasmaspannung für die bei der Auffütterung wiedereinsetzende Vergrößerung der Zellen verantwortlich gemacht werden. Da bei der Ratte die relative Volumsabnahme der gemessenen Leber- und Pankreaszellen kleiner ist als jene des Gesamtgewichtes, so schloß Morgulis, daß es bei der Gewichtsabnahme der Ratte durch Hunger auch zu einer Abnahme der Zellenanzahl gekommen war, während für die Molche dies anzunehmen nicht notwendig wäre. Die Betrachtungsweise müßte jedoch ihre Berechtigung erst durch Vergleichung verschiedenartiger Organzellen erweisen, denn die Abnahme der Zellgröße könnte ja anderswo größer sein. Daß auch eine Abnahme der Zellenzahl mitspielen dürfte, geht aus den von Morgulis beobachteten Häutungen der hungernden

Tritonen hervor, denn die für den Ersatz der Oberhaut verbrauchte Stoffmenge dürfte nur bei Verringerung der Zahl neugebildeter Hautzellen möglich sein. Übrigens würde man erwarten, daß mit der Einschränkung des Wachstums durch Nahrungsentzug die Tiere weniger oft häuten würden, und das gibt der Beobachter auch an. Bei Wiederaufnahme des Wachstums zeigt sich wieder raschere Häutungsfolge; leider sind die Häutungsdaten nicht angegeben, so daß sich nichts über die Zellteilungsgeschwindigkeit ausmachen läßt. Morgulis erwähnt bloß (S. 248), daß sich die Anzahl der Epidermislagen wenige Tage nach der Auffütterung vermehrt und zahlreiche Mitosen zu konstatieren sind, während Zellvolumen und Kern bereits wieder normal erscheinen. Bei solchen Tiertypen, welche wie die dekapoden Krebse bei geringer Größe viele Häutungen unter durchgreifender Veränderung der inneren Gewebe mitmachen, treten bei ungenügender Fütterung Verkleinerungen der sonst gewahrt bleibenden Form auf, also ein als „negatives Wachstum" bezeichenbarer Prozeß. Dies konnte besonders dann erreicht werden, als gleichzeitig mit der Unterernährung verhältnismäßig große Körperpartien, z. B. die großen Scheren, abgeschnitten worden waren (Przibram, 1907, Scherenumkehr; 1908, Equilibrium of animal form). Dabei kommt es trotz des Kleinerwerdens im ganzen zur Regeneration der entfernten Teile, der beste Beweis dafür, daß es sich auch hier um eine Beschleunigung des Wachstums im Regenerate handelt. Anderseits kann aus der Wiederherstellung der richtigen Proportion zwischen regenerierenden Scheren und Gesamtkörper darauf geschlossen werden, daß der absolute Wert des Regenerationszuwachses herabgesetzt ist gegenüber dem bei normal gefütterten Krebsen. Dieselben Beziehungen hat Morgulis (1912) an Tritonen bei Hunger beobachtet, indem trotz Gewichtsabnahme der abgeschnittene Schwanz dennoch, aber langsamer als bei normalen regenerierte. Dabei nehmen die hungernden, des Schwanzes beraubten Tritonen mehr an Länge ab als die unoperierten, es wächst also sichtlich der regenerierende Schwanz auf Kosten der Körperlänge. Die Schwänze der Tiere waren dicht an der Basis, in der Fläche der post-cloakalen Kerbe abgeschnitten, die Molche einem acht Wochen dauernden Hunger unterworfen, am Ende jeder Woche gewogen und gemessen. Ohne Schwanz wogen die Tiere zu Beginn des Versuches 0·782 g im Durchschnitte, aber zum Schlusse des Hungerns nur 0·569 g, d. h. sie haben in dieser Zeit 27·2% an Körpergewicht eingebüßt. Während die Körperlänge von 0 bis 0·13 mm bei nichtoperierten Hungermolchen im Wochendurchschnitte abnahm, betrug sie bei den regenerierenden 0·3 mm,

oder 2·5 mm während des ganzen Hungerns. Da der Schwanz in einer Länge von 8·3 mm regenerierte, beim unoperierten Molche während derselben Hungerzeit aber höchstens 0·5 mm an Körperlänge verloren gingen, so müssen wir schließen, daß die übrigen 2 mm zum Aufbaue am neuen Schwanze verwendet wurden. Am Wurme Podarke obscura hatte Morgulis (1909) den Nachweis geliefert, daß bei querem Abschnitte von Schwanzenden zwar mit der Zunahme entfernter Segmente die Anzahl regenerierter im Verhältnis zur Anzahl der entfernten abnimmt, jedoch bei Berechnung auf die Anzahl der zurückgebliebenen und daher allein die Regeneration leistenden vorderen Segmente zunimmt. Er konnte nun durch Vergleich in reinem Seewasser, also hungernd gehaltener und normal gefütterter Podarken nicht bloß das analoge Verhalten in beiden Serien feststellen, sondern auch quantitativ die gleiche Proportionalität der Anzahl regenerierter Segmente zwischen den Serien bei jeder Schnittführung konstatieren (S. 617, Fig. 6). Im Laufe von 14 Tagen waren in der Hungerserie bei Entfernung von a) durchschnittlich 16·6 Segmenten 6·8 regeneriert, d. s. 40·7% der Anzahl alter Segmente, von b) 14·3 Segmenten 6·3, d. s. 37·2%, von c) 8 Segmenten 4·9, d. s. 16%; in der gefütterten Serie analog bezeichnet A. 16·9 Segmente 9·1, d. s. 54·1%, B. 14·1 Segmente, 8, d. s. 40%, C. 9·2 Segmente, 6·3, d. s. 22·9%. Die Quotienten der absoluten Anzahlen regenerierter Segmente in den Serien ergeben also $\frac{A}{a} = 1{\cdot}33$, $\frac{B}{b} = 1{\cdot}27$, $\frac{C}{c} = 1{\cdot}29$ oder $1{\cdot}30 \pm 0{\cdot}03$, etwa zweiprozentigen Fehler von der Konstanz des Verhältnisses. Werden, was richtiger ist, die Prozentzahlen der regenerierten zu den stehengebliebenen Segmenten verwendet, so erhalten wir $\frac{A\%}{a\%} = 1{\cdot}32$, $\frac{B\%}{b\%} = 1{\cdot}46$, $\frac{C\%}{c\%} = 1{\cdot}43$ oder $1{\cdot}39 \pm 0{\cdot}07$, etwa fünfprozentigen Fehler. Die Fehler sind in beiden Fällen in Berücksichtigung der Versuchsumstände erstaunlich gering und die Abweichungen haben schon deshalb keine Bedeutung, weil kein „Gang" der Zahlen für die A- bis C-Werte vorhanden ist, indem bei jeder der Berechnungsarten die relativ höchsten Werte für B gehören, also in der Mitte stehen.

Werden bei Planarien oder anderen regenerationsstarken Typen mit dem Kopfe die zur Nahrungsaufnahme notwendigen Werkzeuge entfernt, so sind die kopflosen Rümpfe nun einem Hungerzustande solange ausgesetzt, bis der regenerierende Pharyx wieder funktionsfähig geworden ist. Die Formbildung geht in diesen Fällen großenteils durch

Verschiebung und Umformung der alten, nicht durch mitotische Vermehrung der Zellen vor sich, so daß bei dieser „Morpholaxis" (Morgan) der ganze Körper in Mitleidenschaft gezogen wird, besonders wenn es sich um kleine Stücke handelt. Es wäre nachzusehen, ob die Deformierung dieser Stücke anfangs rascher erfolgt als später; solche Untersuchungen sind mir nicht bekannt, wären aber durchführbar, wenn man die Verschiebungsquadrate der Grenzpunkte von einer in der Mitte des Stückes angebrachten Marke durch Vergleichung von Umrißzeichnungen in gleichen Zeitintervallen feststellen würde. Sobald die Organe für Nahrungsaufnahme wiederhergestellt und für Nahrung im Wasser gesorgt würde, sollte sich dann eine ganz ähnliche Kurve für die Massenzunahme ergeben, die nun zuerst als auf einen Hungerzustand folgend besonders stark sein würde. Ich habe es absichtlich vermieden, die in allen diesen Fällen vorkommenden Gleichgewichtsstörungen auf bestimmte Kräfte zu beziehen, da eben der kurvenmäßige Verlauf auf jeden Potentialausgleich passen muß. Sicher spielen Oberflächenspannung (Przibram, 1904, 1906, 1909), sonstige Spannungen, wie osmotischer Druck (Morgan, 1908), Konzentrationsgefälle (Loeb, 1918) und sonstige chemische Differenzen (Przibram, 1906, 1909) eine große Rolle, vielleicht auch elektrische (Herlitzka, 1910), aber die Vorgänge bei der Formbildung sind zu kompliziert, um gegenwärtig an Stelle unseres erschlossenen „Formbildungspotentiales" etwas Konkreteres setzen zu können. Bei der Massenzunahme nach Hunger werden wir schon eher dazu gedrängt, uns der Chemie anzuvertrauen, denn wir werden schon durch den Sprachgebrauch der „ungesättigten Valenzen" chemischer Verbindungen auf eine Analogie mit den „ungesättigten Zellen oder Tieren" gestoßen. Am einfachsten liegt jedoch die Beziehung der Gleichgewichtsstörung zu chemischen Prozessen bei den Reizwirkungen, welche durch äußere Faktoren auf die Sinnesorgane ausgeübt werden. Bei den Reizwirkungen handelt es sich (vgl. Exp. Zool., IV., Vitalität, 1913, S. 10) um Transformation zugeführter äußerer Energie in chemische, die den Stoffwechsel modifiziert, und auf oft umständliche Weise Auslösung von Bewegungserscheinungen hervorbringt. Nehmen wir, ebenso wie bei der mit der Aufrechterhaltung der Körperform und Masse betrauten physiologischen Regeneration an, daß ein kontinuierlicher und unter ungeänderten äußeren Bedingungen konstanter Stoffwechselstrom auch die Sinnesorgane versorgt, wie es uns Hering gelehrt hat. Jeder Strom hat eine Potentialdifferenz zur Voraussetzung, denn sonst würde er zu fließen aufhören. Ein konstanter Strom hat eine konstante Potentialdifferenz, die wir mit e bezeichnen wollen.

Erhöht eine konstant einwirkende Kraft diese Differenz, so wird abermals ein konstanter Strom aber von größerer Intensität entstehen. Umgekehrt werden zwei Ströme entgegengesetzter Richtung einander im Effekte aufheben, sobald die beiden Stärken gleich sind. Wenn ein äußerer Faktor, z. B. Licht, als Reiz einwirken soll, so muß es im Sinne der Heringschen Theorie eine Änderung des Stoffwechselstromes im Lichtperzeptionsorgane herbeiführen. Besteht der Einfluß der Lichtstrahlen in der Umwandlung der strahlenden Energie in eine die Dissoziation einer lichtempfindlichen Verbindung vornehmende Erhöhung der Schwingungsweite ihrer Radikale, so wird der auch ohne Lichtgegenwart vor sich gehende Dissimilationsprozeß gesteigert und man könnte nun meinen, daß der Stärke des einwirkenden Lichtes proportionale Zersetzung und daher auch Lichtempfindung folgen sollte. Bekanntlich trifft dies nicht zu, denn das dem jedenfalls für mittlere Reizintensitäten gültige psychophysische Gesetz von Weber und Fechner besagt, daß bei der menschlichen Empfindung gleiche relative, nicht aber gleiche absolute Reizzuwüchse gleichen Empfindungszuwüchsen entsprechen. Die Empfindung wäre also ihrer Stärke nach bloß dem Logarithmus des Reizes entsprechend, da der Logarithmus die Eigenschaft hat, um den gleichen Wert zuzunehmen wenn der Numerus in einer geometrischen Progression mit diesem Differenzwerte als Verhältniszahl zunimmt. (Vgl. Anwendung element. Math., 1908, S. 70 ff.) Diese scheinbare Unstimmigkeit erklärt sich jedoch aus dem zweiten Teile der Heringschen Theorie, welche den Dissimilationsprozeß als einen umkehrbaren betrachtet, so daß die gebildeten Dissimilationsprodukte sogleich wieder zu Assimilaten zusammenzutreten beginnen. Es wird daher, je mehr Dissimilate gebildet, d. h. je stärker der Reiz bereits eingewirkt hat, um so mehr Assimilat wieder gebildet werden können, und bloß die Differenz aus der in der Zeiteinheit vor sich gehenden Dissimilation minus der gleichzeitig ihr entgegenwirkenden Assimilation wird die Empfindungsstärke ergeben. Durch die experimentellen und mathematischen Bearbeitungen dieses Themas bei verschiedenen Tierklassen durch Selig Hecht ist das tatsächliche Vorkommen dieses umkehrbaren Prozesses bei der Lichtempfindung sichergestellt (Ciona, 1918, Mya 1919, 1920, S. 337, Rana, 1920, S. 1, Homo, 1920, S. 499). Dem Kurvenverlaufe nach soll es sich bei der Lichtdissimilation der augenlosen Mantel- und Muscheltiere um einen bimolekularen Prozeß, also den Zerfall eines Stoffes S in zwei „Vorläufer" P + A handeln, beim Sehpurpur des Froschauges aber um eine monomolekulare Umwandlung, worauf freilich selbst der erwähnte Autor

kein besonderes Gewicht gelegt haben will, wohl deshalb, weil sich ihm für die Dunkeladaptation des menschlichen Auges eine bimolekulare Kurve ergab (1920, S. 112). Sicher handelt es sich um photochemische Prozesse, nicht um bloß durch den Lichtreiz auf indirektem Wege ausgelöste andere chemische Vorgänge, wie sich aus der fast völligen Unabhängigkeit der Reaktion von der Temperatur ergibt. (Hecht, Mya, 1919, S. 545, 1920, S. 229, Rana, 1920, S. 285. Spätere eigene Beiträge über Temperaturkoeffizienten sollen folgen.) Würde das Weber-Fechnersche Gesetz die ganze Wahrheit ausdrücken, so hieße das, mit jedem Ansteigen des Reizes büßt er einen gleichen Prozentsatz an Wirkungsfähigkeit ein, die absolute Unterschiedsschwelle (U) wäre proportional der Reizintensität (I), also die relative $\frac{U}{I} = \frac{k \cdot I}{I} =$ konstant. Für die höchsten Reizintensitäten kann dies aber nicht gelten, denn es gibt bekanntlich Grenzen für die wahrnehmbaren Reizintensitäten, über die hinaus eine Empfindungssteigerung überhaupt unmöglich ist. Dieser höchste „Erregungsgipfel" muß der maximalen Dissimilation oder „Reizstoffbildung" oder dem Erlöschen des Gefälles im Stoffwechsel (schließlich des Stoffwechsels selbst!) entsprechen, bei der die „Empfindung" die ihr mögliche Wachstumsgrenze erreicht hat. Die Empfindungsstärke wird um so rascher zunehmen, je weiter sie noch vom Grenzpunkte entfernt, d. h. je größer noch die wirksame Stoffwechselpotentialdifferenz ist. Zu eben diesen, auf den Gleichgewichtserwägungen basierten Folgerungen ist Pütter in seinen Studien zur Theorie der Reizvorgänge gelangt, wobei er allerdings von bestimmten Voraussetzungen ausgeht, die mir weder bewiesen noch notwendig erscheinen, um die sehr gute Übereinstimmung zwischen seinen Formeln und den beobachteten Tatsachen der Reizphysiologie zu erklären. Nach Pütter ist „Die Empfindungsstärke E abhängig von der erreichbaren Erregungshöhe H und nähert sich ihr mit wachsender Reizintensität (R) um so langsamer, je stärker die Empfindung bereits ist, mithin ist $E = H (1 - e^{-\frac{R}{H}})$, wobei e Basis der natürlichen Logarithmen ist. Diese Gleichung genügt nämlich der Forderung, daß bei $R = 0$ auch $E = 0$, bei $R = \infty$ aber $E = H$ wird, und die Empfindung eine Exponentialfunktion der Reizintensität (nicht aber ihr proportional) ist." Nach dem Bunsen-Roscoeschen Gesetz soll es für photochemische Prozesse gleichgültig sein, ob die einwirkende Energie länger oder kürzer einwirkt, solange das Produkt von Intensität (I) und Zeit (t) konstant ist, $I \cdot t = k$. Für eine Reihe von Pflanzen und Tieren ist nachgewiesen, daß ebenfalls

ein gleicher Reizerfolg durch gleiches Produkt aus Intensität und Zeit hervorgerufen wird (Loeb und Wasteneys, 1917, L. u. Nothrop, 1917, Hecht, 1918 m. Lit.). Es ist jedoch klar, daß für lange Reizzeiten die menschliche Empfindung allein von der Reizintensität bestimmt wird, denn bei gleichmäßig anhaltender Beleuchtung bleibt unsere Lichtempfindung konstant: es stellt sich also ein dynamisches Gleichgewicht zwischen Dissimilation und Assimilation her, das einen konstanten „Empfindungsstrom" erzeugt; die in der Zeiteinheit produzierte Strommenge ist dem Gefälle des Stromes proportional und bestimmt die Empfindungsstärke. Nach Pütter (1918, S. 201; 228) gilt beim Menschen $I \cdot t = k$ bloß unter einer Zeit von 0·05 Sekunden, über 0·5 Sekunden wäre I von t völlig unabhängig, dazwischen liegt ein Gebiet, in dem $I \cdot t$ anwächst.

Bei der Assimilation oder Regeneration des Sehstoffes, bei Abwesenheit von Reizen, also im Dunklen, werden wir unseren Anschauungen gemäß eine anfänglich starke, dann rasch abfallende, endlich kaum merkliche Änderung erwarten, wie sie sich tatsächlich in der Wiederherstellung der Lichtempfindlichkeit bei der Dunkeladaptation zu erkennen gibt (Ciona—Hecht, 1918, S. 147, Fig. 2, Mya—Hecht, 1919, S. 545, Eledone—Fröhlich, 1914, 1921, S. 69, Homo—Piper u. Nagels Daten in Hecht, 1920, S. 499, Dittlers Daten in Pütter, 1920, S. 260). Ähnlich wie bei den Wachstumskompensationen (vgl. Kap. 17) kommt es hiebei zu Schwingungen um die Gleichgewichtslage, was wir beim periodischen Abklingen der Nachbilder unmittelbar empfinden. Fröhlich (1921) legt auf den rhythmischen Charakter jeder Erregung den größten Wert, woraus sich dann wieder die Empfindung als Störung eines Gleichgewichtes ableiten läßt.

# 19. Formqualität als Geschwindigkeitsverhältnis.

Wir haben unsere diesjährigen Streifzüge in die Gebiete der mathematischen Biologie begonnen mit einer Schaustellung von „Kunstformen“ der einfachsten Lebewesen und sind nun auf den Wanderungen durch alle Klassen des Tierreiches bis zu den Empfindungsgebieten des Menschen in eine chemische Fabrik geraten, welche in automatischem Getriebe die Materialien für die bunten Gewebe organischer Formen liefert. Wie die Chemiker zuerst bloß qualitativ die Reaktionen beschrieben, dann die Quantitäten feststellten, unter welchen die Stoffe zusammentreten, endlich die Geschwindigkeit messen, mit denen sich die Gleichgewichte in Stoffgemischen (heterogenen Systemen) zwischen den sich bildenden Verbindungen herstellen, so hat auch die Biologie nach Durchlaufung der beschreibenden und quantitativ-experimentellen Phase sich mit den kinematischen Problemen der Erreichung von Funktions- und Formgleichgewichten zu beschäftigen. Die verschiedene Geschwindigkeit, mit der gleichzeitig im Tierkörper verlaufende Prozesse sich entwickeln, für die Qualität und Quantität von Formausbildung verantwortlich zu machen, scheint nach einigen älteren Ansätzen (z. B. Mehnert, „Kainogenesis“. 1897) erst in allerjüngster Zeit versucht worden zu sein. Bei der Heterochelie der Krebse und in anderen Kompensationen sahen wir die Form durch das Geschwindigkeitsverhältnis zwischen rechter und linker Seite bestimmt und formelmäßig ausdrückbar. Offenbar ist es auch die verschiedene Geschwindigkeit der Köpfchenbildung am oralen und aboralen Ende eines beiderseits abgeschnittenen Hydrozoenstammstückes, welche bei gleicher Behandlung dem oralen Ende einen Vorsprung sichert, der durch Sauerstoffentzug verloren gehen kann (Tubularia — Loeb 1892, Driesch 1897 etc. Lit. in Exper. Zool. 2. Reg. S. 24). Auf die gradweise Änderung nicht bloß der manifesten Charaktere („Gradienten“ — Mac Leod, 1919) selbst, sondern namentlich auch der Wachstumsreaktionen hat Child in vielen Abhandlungen hingewiesen (zusammen-

fassend mit Literatur, Biol. Bull., 1920). Wird der normale Ablauf von Entwicklungsprozessen durch einen äußeren Faktor unterbrochen, wie Kälte, so können Mißbildungen zustande kommen, welche ihre Entstehung der ungleichen Geschwindigkeit verdanken, mit welcher die einzelnen Tierregionen oder Organe nach Beseitigung der Störung wieder den Entwicklungsprozeß aufnehmen. Je nach dem Stadium, auf dem die Unterbrechung stattfand, kann es zu „monstra in defectu" oder „monstra in excessu" selbst an ein und demselben Exemplare kommen. So z. B. bedingt bei Fischen ein Entwicklungsstillstand vor der Gastrulation nach Stockard (1921) eine nachherige Doppelköpfigkeit, während auf sehr frühen einer dieser Köpfe in der Entwicklung zurückbleiben und ein einziges „Zyklopenauge" ausbilden mag. Die Bedeutung des Entwicklungsstillstandes eines bestimmten Formbildungsprozesses vermag sich nicht nur auf die Quantität der Gebilde, wie bei den Defekt- und Exzeßbildungen (Definitionen vgl. Przibram, Teratologie und Teratogenese, 1920), sondern selbst auf die Qualität der Form zu erstrecken. Wir unterscheiden als dritte Gruppe der Monstrositäten die „Alienen", bei welchen es sich nicht um eine Vermehrung oder Verminderung von Körperteilen, sondern um ein „Andersbeschaffensein" handelt. Die auffälligsten unter diesen sind die Heteromorphosen und unter diesen die Homoeosisfälle, in denen ein Anhang einer metameralen Reihe durch einen andersgebildeten dieser selben Reihe, aber normalerweise einem anderen Segmente derselben zukommenden, ersetzt ist. Ich habe mich überzeugt, daß es sich in diesen „Esatz"-Homoeosisfällen um Regeneration handelt und dabei bestimmte Regeln für das Auftreten derselben gesucht. Homoeosis kommt hauptsächlich bei den Arthropoden vor, und mit Ausnahme der Insektenflügel wird in der Regel das dem vorderen Körperende näher stehende Glied durch ein sonst nur weiter rückwärts stehendes ersetzt (Przibram, 1910, Homoeosis I). Es tritt an die Stelle von Differenzierterem weniger Differenziertes, denn je weiter wir am Arthropodenkörper, übrigens auch am Vertebratenkörper von vorne nach hinten in der Betrachtung der Anhänge gehen, um so mehr schwinden die besonderen Sinnesorgane und machen einfacheren Bewegungsorganen Platz. Man könnte nun, besonders da vorübergehende Ähnlichkeiten mit solchen einfacheren Formen in gewissen Fällen auftreten (Gelasimus — Schere, Przibram, 1917, Homoeosis II), an eine Wiederholung von Ahnenformen denken, allein dies verbietet sich deshalb, weil die auftretenden Ersatzgliedmaßen die Charaktere derselben rezenten Spezies, nicht solche der unendlich weit zurückliegend gedachten Stammart so

viel einfacherer Ausbildung aufweisen. Es hat sich dann weiter gezeigt, daß bereits an Larven deutlich begonnene Ersatzhomoeosis im weiteren Wachstume des Regenerates verschwinden kann (Sphodromantis-Fühler — Przibram, 1917 Homoeosis, III), während sie bestehen bleibt, falls auf spätem Stadium knapp vor der definitiven Imaginalhäutung eines Kerfes operiert worden war (1919, Homoeosis IV). Diese Befunde veranlaßten mich, die bis dahin adoptierte Alternativhypothese Herbsts fallen zu lassen, daß es der Wirksamkeit eines Ganglions zuzuschreiben sei, wenn das normale Glied wieder erscheint, hingegen durch Entfernung des Ganglions einem anderen die Herrschaft über die Regeneratsqualität zufiele. Besonders da sich gelegentlich gleichzeitig Fühler- und Fußglieder an Käferfühlern finden, welche dieser Deutung widerstreben (1919, Homoeosis V). Hingegen läßt sich sehr gut die zweite seinerzeit von Herbst in Erwägung gezogene Alternative verwenden, welche eine doppelte Potenz jeden Arthropodensegmentes zur Formbildung annimmt. Hiemit wäre allerdings noch nichts für die Bestätigung der einen oder der anderen Potenz gewonnen. Gehen wir nun von meinem Leitsatze aus, daß Regeneration nichts anderes als beschleunigtes Wachstum ist, so bleibt uns nur der eine Ausweg offen, die verschiedenen möglichen Formen auf verschiedene Beschleunigung verschiedener Wachstumsrichtungen nach verschiedenen Verletzungsgraden zurückzuführen. Nehmen wir an, daß stets am Fühler des wachsenden Insektes auch Beinwachstum vor sich geht, die Geschwindigkeit der Fühlerbildung einerseits, der Beinbildung anderseits aber normalerweise eine derartige ist, daß bloß die Fühlerform zur Ausbildung gelangt, so vermöchte die Störung der normalen Wachstumsgeschwindigkeit gegebenenfalls Annäherung an eine Beinausformung hervorzubringen, wenn nach bestimmten Verletzungen die Beinbegrenzungen gegenüber dem Fühler Vorsprung gewinnen. Die schneller wachsende Form wird zwar zunächst angehen, aber falls die zu ihrer Realisierung notwendigen Mittel nicht rechtzeitig nachgeliefert werden, den langsamer wachsenden das Feld räumen müssen, zu deren Realisierung die Mittel wegen der geringeren notwendigen Nachlieferungsgeschwindigkeit ausreichen. Auf unseren konkreten Fall angewendet, schreibe ich der Beinausformung die größere, der Fühlerausformung die kleinere Geschwindigkeit zu. Normalerweise geht für die Beinausformung rasch das Material aus und die langsamere Fühlerausformung gewinnt an Boden. Wird aber durch tiefgreifende Operation die Wachstumsgeschwindigkeit gestört, die Nachlieferungsgeschwindigkeit erhöht, so setzt zunächst die schnellere Beinausformung ein und wird erst allmählich wieder von der Fühler-

ausformung eingeholt. Da unterdessen die Umwandlung zur Imago eintritt, so kommt es zur Fixierung der Durchgangsstadien" (Cimbex — Przibram, 1919, Homoeosis VI m. Lit.). Von ganz anderen Gesichtspunkten aus ist Richard Goldschmidt (1920, Roux' Vorträge, XXIV) zur Betonung der Wichtigkeit gelangt, welche Veränderungen von Ablaufsgeschwindigkeiten für die Formbildung haben müssen und tatsächlich erkennen lassen. Schwammspinnerrassen ergeben in bestimmten Kombinationen intermediäre Geschlechtsformen, „Intersexe", welche alle möglichen Zwischengrade zwischen den normalen Männchen und Weibchen aufweisen können. Der Grad der Intersexualität ist für eine gegebene Kreuzung typisch, dabei mögen z. B. alle erhaltenen Männchen normal, die Weibchen aber in gewissem Grade gegen die Männchen verschoben sein. Betrachtet man an einer Reihe von Weibchen, die intersexuelle Grade darstellen, die einzelnen Organe, so findet man, daß bei geringem Grade der Intersexualität jene Körperteile bereits männlichen Charakter aufweisen, die zuletzt sich differenzieren, hingegen die sich früh differenzierenden, das normale Verhalten des ursprünglichen Weibchens, das hier als „genetisches" Geschlecht von Goldschmidt bezeichnet wird, weil es der Erbzusammensetzung nach Weibchen sein sollte. Analog verhält es sich bei Intersexgraden des Männchens, immer behalten die früh differenzierten Teile noch die Charaktere des „genetischen" Geschlechtes bei, also hier des Männchens. Dieses Verhalten erklärt Goldschmidt aus der ungleichen Reaktionsgeschwindigkeit[1]) der von den elterlichen Rassen überkommenen Geschlechtshormone, welche die Geschlechtscharaktere bestimmen. Tritt infolge des „Nichtpassens" der Differenzierungsgeschwindigkeit der allgemeinen Körperbildung und der Geschlechtsausbildung im Besonderen, eine Überflügelung des genetischen durch das andere Geschlechtshormon ein, so wird doch dieses nur auf jene Organe mehr seinen störenden Einfluß ausüben, die noch nicht voll differenziert, namentlich noch nicht chitinisiert sind. Wir sehen also, wie auch hier eine Fixierung der Stadien durch die Imaginalausbildung stattfindet. Zu den zuletzt sich differenzierenden Geschlechtscharakteren gehören die Fühlerfiederchen, welche beim Männchen mächtig zum Kamme anwachsen, und auch bei geringer Intersexualität der Weibchen aus-

[1]) Auf die theoretischen Erörterungen Goldschmidt's, die sich auf die Ursachen dieser nach ihm in einer Quantitätsverschiedenheit der Erbenzyme gelegenen Geschwindigkeitsdifferenz beziehen, vermag ich hier nicht weiter einzugehen; das ganze Gebiet der Vererbung und Artbildung soll einer geplanten Fortsetzung der vorliegenden Beiträge vorbehalten bleiben.

zuwachsen beginnen; hingegen sind die Begattungsorgane erst bei höherem Intersexgrade in Mitleidenschaft gezogen. Das Auswachsen der Kämme wird an den genetischen Weibchen noch begünstigt durch die der längeren Puppenruhe des Männchens angenäherte Puppenzeit. Diese beträgt bei ♀ normal 13·5, schwach intersexuell 15, stark 17·5, ♂ normal 18·4 Tage. Hingegen bilden intersexuelle genetische Männchen die Fühlerkämme nicht zurück; bei höchstgradiger Intersexualität werden keine solchen ausgebildet. Die ganzen Fragen der Geschlechtsbestimmung und Umstimmung scheinen ja immer mehr in dem gleichzeitigen Vorhandensein männlicher und weiblicher Formbildung in jedem Exemplare ihre Beantwortung zu finden. Dies Geschwindigkeitsverhältnis der beiden Prozesse gibt den Ausschlag; einmal voll differenzierte Ausbildung bleibt bestehen, wenn es sich nicht um periodisch sich erneuernde Gebilde handelt. Dieses ganz junge Gebiet der Sexualitätsforschung ist aber noch nicht formelmäßig erfaßt. Allein Pézard (1921) gibt eine parabolische Kurve für die lineare Abnahme des Kammes (L) bei postpuberal kastrierten Hähnen $L = l + \frac{1}{2} K (0 - t)^2$, wobei l die zugestrebte Endgröße des reduzierten Kammes, welche in 0-Zeit erreicht werden soll, t die zur Kammlänge L gehörige Regressionszeit bedeutet. Auch präpuberale Kastration folgt derselben Kurve. Es soll auch das Gewicht der Kämme stets der dritten Potenz von L proportional, also das Volumen derselben Gesetzmäßigkeit folgen. Auf den gezeichneten Abbildungen ist allerdings von einer solchen proportionalen Verkleinerung der drei Dimensionen nichts zu sehen, vielmehr die Länge weniger reduziert als die Höhe; besser stimmen vier Photographien (S. 272) von ein und demselben Hahne genommen, welche die verschiedenen Regressionsphasen darstellen und die beispielsweise angeführten Messungen (S. 273).

Sind Geschwindigkeitsverhältnisse für die Ausbildung uns qualitativ verschieden erscheinender Charaktere maßgebend, so können wir fragen, ob nicht die erste Differenzierung eines Keimes überhaupt als ein Geschwindigkeitsproblem aufzufassen sei? Nehmen wir an, daß in jedem Ei gleichzeitig eine große Anzahl verschiedener Formbildungsprozesse verlaufen, so mag die Auslösung der Entwicklung auf einer solchen Störung des Gleichgewichtes einer Reihe solcher Prozesse beruhen, daß nunmehr einer größere Geschwindigkeit erlangt und wirklich zur Formbildung führt. Geschehe dies an der Befruchtungsstelle, so möchte von hier aus eine Formbildung einsetzen, die sich nun nach der entgegengesetzten Stelle ausbreitet. Entspricht die Befruchtungsstelle dem Vorderende des Tieres, so könnte eben diese Bestimmung zum

Vorderende nicht durch eine prästabilierte Stoffverteilung, sondern erst durch die Geschwindigkeitserhöhung der „Vorderenden“-Prozesse entstehen. Führen nun die am raschesten differenzierenden Stellen zu einer rascheren Erschöpfung der zu ihrer Formerhaltung notwendigen Mittel, so werden sie durch langsamere ersetzt, die einen höheren Differenzierungsgrad herstellen. Auf diese Weise bleiben schließlich an den Vorderenden die langsamst sich ausbildenden, aber höchst differenzierenden Formen bestehen, während nach hinten zu die Formbildung noch auf der rascher bildbaren, aber wegen der Entfernung von der Auslösestelle erst spät begonnenen, primitiveren Stufe stehen bleibt. Wobei überdies, wie aus den Korrelationserscheinungen zu schließen, die einmal gebildete höhere Differenzierung auf die weniger differenzierten Teile einen hemmenden Einfluß ausübt. Es ist nach den bisher bekannten Tatsachen der Embryogenese wahrscheinlich, daß wirklich das vordere Ende bei den metameralen Tieren der Befruchtungsstelle naheliegt oder zumindest die Medianebene durch die Besamung bestimmt wird, was bei einer ursprünglichen Verschiedenheit des Dorsal- und Ventralpoles im Sinne unserer Annahmen gedeutet werden kann. Sicher ist es, daß die dem Vorderende zunächst gelegenen höchsten Sinneszentren und Organe sich rascher zu entwickeln beginnen als die weiteren Körperabschnitte, dann aber länger zu ihrer Ausbildung brauchen als letztere. Bei dieser kinematischen Betrachtungsweise der Embryogenese vermindern sich eine Reihe von Schwierigkeiten, welche sich bei versuchter Zurückführung der Differenzierung auf ein festgelegtes Mosaik eingestellt haben. Keiner der notwendigen Prozesse braucht an eine bestimmte Zone des Eies gebunden zu sein, es genügt ein Umstand, der ihm eine Beschleunigung vor anderen erteilt, um ihm zur Realisierung in einer differenten Form zu verhelfen. Zerteilung, Verlagerung, Pressung brauchen die Geschwindigkeitsverhältnisse der Prozesse gar nicht zu berühren, mithin auch keine abweichenden Resultate zu zeitigen. Wieder tritt uns dann jener Unterschied entgegen, den wir bei der Besprechung der Homoeosis und der Intersexe antrafen, daß nämlich bei starrer Fixierung bestimmter Entwicklungsformen im Gegensatze zu noch plastischen Zuständen keine Umformung mehr stattfindet. Wir müssen zwischen den bereits ausgeprägten Formen, in welchen auch die formbildenden Prozesse qualitativ different sind, und jenen in Bildung begriffenen unterscheiden, in denen bloß die Geschwindigkeit eines Prozesses bei Anwesenheit aller übrigen die Oberhand zur Ausformung bekommen hat. Bei diesen werden sich die Qualitäten noch auf Verhältnisse von Quantitäten, nämlich Geschwindig-

keiten, zurückführen lassen, eine Aufgabe, welche künftig viel Fleißes und eingehender chemischer Kenntnisse zu ihrer Lösung brauchen wird. Lassen sich aber nicht auch die bereits festgelegten Formen-Quantitäten ausdrücken? Wir sind freilich bisher gewohnt gewesen, die Beschreibung von Formen der Lebewesen in laxen, qualitativen, nur selten in unzureichenden quantitativen Ausdrücken vorzunehmen, wie Mac Leod (1919) des näheren auseinandergesetzt hat. Er hat daher vorgeschlagen, die Spezies durch quantitative Angaben gemessener Strecken oder sonstiger Merkmale zu definieren, merkwürdigerweise dabei jedoch den sichersten Behelf für die Bestimmung ähnlicher Formen, nämlich das Verhältnis von Strecken durch Winkel auszudrücken, übersehen. Der letzte Abschnitt dieser Beitragsserie mag dieser Wichtigkeit des Winkels für die Erfassung der organischen Form gelten.

---

# 20. Das Winkelmaß der lebenden Formen.

Nach dem Verwandlungskünstler Proteus der griechischen Sage hat man eines jener einfachsten tierischen Wesen benannt, die gar keine feste Form zu besitzen scheinen, sondern bald klumpenförmig, bald baumartig verzweigt, bald schlangenartig sich windend in einem Wassertropfen eingeschlossen eine erstaunliche Mannigfaltigkeit erstehen lassen. Und wie diese Amöbe im kleinen, so tritt uns die organische Welt im ganzen und großen als ein unendlich Wandelbares entgegen, umgibt uns mit Gestalten und Farben derart wechselnden Aussehens, daß sich uns dieser Wechsel selbst als eine der Haupteigenschaften lebendiger Formen aufdrängt. Kaleidoskopisch verändern die einzelnen Keime ihre Bausteine, bis die Gestalt des werdenden Tieres in den bleibenden Umrissen sich einstellt. Und nun kommt erst recht alles in Bewegung, denn die Teile bleiben gegeneinander selten in Ruhe, unablässig pulsiert das Blut, Kontraktionen, Expansionen, alle möglichen Funktionen gehen vor sich, bei welchen die Stellung bald einzelner Organe, bald größerer Körperabschnitte verändert wird. Selbst in der Ruhestellung, im Schlafe, bei Narkose oder Tod, können die Bestandteile der Form derartig wechseln, daß sie zueinander verschiedene Winkel bilden. Und dennoch haben wir ein untrügliches Kriterium kennen gelernt, das uns auf die Beibehaltung ganz bestimmten Winkelmaßes für die spezifische organische Form hinweist. Es ist dies die streng proportionale Vergrößerung der einzelnen Strecken, die wir an wachsenden Lebewesen beschrieben haben, welche auch besonders in der Proportionalität der Längen mit der dritten Wurzel aus dem Gewichte sich immer und immer wieder offenbart. Denn die Aufrechterhaltung geometrischer Ähnlichkeit bedeutet ja nichts anderes, als die Beibehaltung der Gleichheit aller Winkel in derselben Reihenfolge, in der sie an den Umrissen der erzeugenden Figur vorhanden sind. Proteus mochte nicht bloß viele Gestalten nacheinander verkörpern, er soll

auch bald winzig klein, bald riesig groß gewachsen sein; wenn dabei die Ähnlichkeit gewahrt bleiben sollte, so hätte nicht einmal er es zuwege bringen können, ohne Gleichheit aller Winkel solches auszuführen! Bei Wechsel der absoluten Größe, wie es die Tiere in der auf die Furchung und Differenzierung folgende Periode des eigentlichen Wachstums zeigen, schließt also die Konstanz der relativen Größenzunahmen mit die Konstanz aller Winkel in sich; die Negierung solcher Winkelgerechtsame führt zu faktischen und sogar logischen Widersprüchen. Hat nun dieses uns nun selbstverständlich erscheinende Winkelgesetz irgendwelche tiefere Bedeutung für die Erkenntnis der lebenden Bauten? Wir haben in den ersten Kapiteln unseres Buches wiederholt auf die Anwendbarkeit physikalischer Sätze auf die noch der Oberflächenspannung von Flüssigkeiten unterworfenen primitiven Formen niederer Tiere oder von Keimen höherer hingewiesen. Die hier auftretenden gut meßbaren Winkel sind Grenzwinkel von Tropfen. Mit der Anzahl von Tropfen, die sich in einem Punkte treffen, verändern sich auch die Winkel, ebenso bei der Einwirkung äußerer Kräfte, welche den Oberflächenspannungen entgegenwirken Es ist klar, daß auch bei den entwickelten und erwachsenen Lebewesen diese Momente mitspielen, werden sie doch aus plastischen Zellen aufgebaut und durch physikalische, in ihrem Innern wirkende physikalische Kräfte modelliert. Man denke nur an die Beeinflussung der Abgangswinkel der Blutgefäße durch den Blutdruck, wie uns Altmeister Roux zu wiederholtenmalen vor Augen geführt hat (Lit. in Exp. Zool., 5. Funktion, Kap. VI, 1914). Aber damit solche Wirkungen möglich sind, muß zuerst eine bestimmte formbildende Grundlage vorhanden sein, welche die Gestaltbildung so komplizierter Art überhaupt ermöglicht. Haben wir Anhaltspunkte für die Zurückführung der uns sichtbaren organischen Formen auf eine intime Anordnung von Chemismen im Raume, wie z. B. die optische Drehfähigkeit gewisser Stoffe auf einen asymmetrischen Molekülbau hat schließen lassen? Können wir dabei „Raumgitter" nachweisen, deren verschiedene Winkel für spezifische Formen verantwortlich gemacht werden können? Kürzlich habe ich das langjährig gesammelte Induktionsmaterial zum Studium dieser Frage unter dem Titel „Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche" (A. f. Entwmech., XLVIII 1921) veröffentlicht, welches uns Antwort auf diese Fragen geben soll. Außer den gewöhnlichen und homoeotischen, bereits besprochenen Regenerationen gibt es nämlich noch eine relativ häufig wiederkehrende Abweichung dieser Erscheinung, indem aus einer klaffenden Wunde zwei einander spiegelbildlich entgegengesetzte Regenerate herauswachsen. Es sind

also dann im ganzen dreimal alle distal der Bruchstelle gelegenen Teile vorhanden; die normalen und die beiden durch Regeneration entstandenen (vgl Przibram, 1906, Stuttgart. Naturf. vers., 1907, Naturw. Rundsch., Exp. Zool. 2. Reg., 1909 usf.). Auf die merkwürdige Symmetrie solcher Dreifachbildungen hatte besonders W. Bateson (1894, Materials for the study of variation), der sie aber damals nicht für Regenerate hielt, aufmerksam gemacht: immer hat jenes Zusatzgebilde, das näher zum normalen Ende steht, auch zu diesem spiegelbildliche Form. Nun sind Spiegelbilder nichts anderes als Figuren mit entgegengesetzter Anordnung homologer Winkel. Das Auftreten von Spiegelbildern bei der Bruchdreifachbildung ist also ein Beweis für die Beibehaltung derselben Winkel einer organischen Form auch dort, wo eine abnorme Wachstumsrichtung vorhanden ist, nämlich der mittleren Komponente. Es muß also die intime Anordnung von Teilchen bei Umkehr der Wachstumsrichtung umgeklappt worden sein. Man kann sich einen solchen Vorgang der Umklappung eines Raumgitters an jenen Metallgittern veranschaulichen, die als Untersätze für heiße Speisen in den Handel gebracht werden. Gute Modelle für die Symmetrieverhältnisse der Buchdreifachbildung liefern auch unsere beiden Hände, welche ja zueinander Spiegelbilder sind. Durch entsprechendes Aneinanderlegen der Hände kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Symmetrie der Bruchdreifachbildung sich aus zwei Bedingungen ableiten läßt, denen regenerative Entwicklung auch sonst entspricht: erstens, daß bei nicht totipotenten Tieren bloß die distal der Verluststelle stehenden Teile zur Ausbildung gelangen, zweitens, daß niemals Vertauschung zwischen dorsaler und ventraler (bei der Hand: volarer) Seite zustande kommt; beides übrigens nicht auf die Regeneration beschränkte Gesetze, wie aus den eingangs erfolgten Besprechungen der Tierachsen hervorgeht. Auf dieselbe Weise habe ich die von verschiedenen Autoren, zuerst wohl von Braus beschriebenen spiegelbildlichen Zusatzgebilde an embryonal transplantierten Amphibienextremitäten aufgefaßt (in Großer u. Przibram, 1906, S. 33). Auch hier tritt von der Schnittfläche Umklappung mit entgegengesetzter Wachstumsrichtung unter strenger Beibehaltung der Dorsoventralität ein. Neuestens hat R. G. Harrison (1921) eine genaue experimentelle Analyse dieser Transplantationen mit den Bedingungen für das spiegelbildliche Wachstum von Zusatzgebilden gegeben, die in den Tatsachen eine geradezu glänzende Bestätigung meiner Anschauung erbrachte. Wenn Harrison sich (S. 90, Fußnote 98) darüber wundert, daß in seinen Versuchen entgegen meinen Ausführungen die „dorsoventrale Achse höchstens bloß wenig

differenziert und wenn überhaupt diese Differenzierung umkehrbar sei", so beruht dies ausschließlich auf einer Divergenz der Nomenklatur. Was Harrison als ventralen Rand der Extremität bezeichnet, ist, wie aus seinen Diagrammen (S. 9) hervorgeht, der radiale Rand, was ich als vorderen, d. h. gegen das Tiervorderende gerichteten, auffasse; analog ist sein dorsaler der ulnare, bei mir der hintere Rand. Was Harrison als anterioren Rand bezeichnet, ist die proximale Ursprungsstelle, sein posteriorer Rand ist das distale Auswachsende. Seine angebliche Vertauschung des dorsalen und ventralen Randes ist also morphologisch eine solche von vorne und hinten, durch Umklappung um eine Transversalachse unter strenger Beibehaltung der Dorsoventralität und ohne Wiedererzeugung proximaler Teile entstanden.

Die Divergenz in unserer Nomenklatur ergibt sich daraus, daß Harrison seine Bezeichnungen der rein geometrischen Lage der Beinanlage zu den ebenfalls rein geometrischen gedachten Achsen des ganzen Amphibienkörpers entnahm, während ich die später aus den betreffenden Teilen sich bildende morphologische Struktur im Auge habe. Ähnliche Mißverständnisse liegen auch der Kritik Spemanns (1918, S. 528, Anm. 1) zugrunde, welcher sich gegen die (anscheinend von Harrison gebilligte) Fassung meines Satzes über die Unvertretbarkeit dorsaler durch ventrale Teile und umgekehrt wendet. Er bestreitet, daß die Eiachse, welche den animalen mit dem vegetativen Pole verbindet, der dorsoventralen Achse entspräche; das treffe für Triton nicht zu. Wie ich mich an einem besonders günstigem Objekte, dem Ei von Triton alpestris, unserem Alpenkammolche, überzeugen konnte (Publikation im Akad. Anzeiger Wien u. Archiv f. Entwicklungsmechanik bevorstehend), liegt der „virtuelle" Embryo tatsächlich mit dem Nacken, als einem dorsalen Teile, am animalen Pole, kann jedoch schon bei Durchschnürung der ersten Furche verlagert sein, so daß dann bei rein geometrischer Betrachtung die ursprüngliche animal-vegetative Achse mit der späteren Längsachse des Tieres im Sinne Spemanns zusammenzufallen scheint. Bei dieser „antikritischen" Gelegenheit sei auch noch Witschis Abhandlung „über merogenetische Entwicklung äquipotentieller Fragmente" (1920, Festschrift f. Tschokke, Nr. 36) gedacht, in welcher er die Zurückführung der Bruchdreifachbildung auf Regeneration zu widerlegen sucht und bei Fröschen beobachtete Fälle auf Hitze, eventuelle Überreife der Eier, nicht Bruch, sondern Auflockerung zurückführt. Die „demnächst" in Aussicht gestellte eingehende Beschreibung der Fälle wird es erst ermöglichen, zu entscheiden, ob es sich da wirklich um analoge Erscheinungen

handelt. Es ist aber natürlich durchaus möglich, und darauf bereits in meiner „Bruchdreifachbildung“ hingewiesen (1921, S. 324), daß ein Auseinanderweichen konstitutionell geschwächter Zellen zu denselben Gebilden führen kann wie Bruch differenzierter Gewebe, nach denselben Gesetzen. Gerade für anscheinend blastogene, sogar erblich auftretende Fälle dürfte solches zutreffen. Die Versuche mit den Transplantaten (vgl. auch Kurz, A, f. Entwm., 1922) zeigen ja, daß die Spiegelbildlichkeit nach völliger Abtrennung ebenso eintritt wie nach Bruch. Daher gehört auch der Situs inversus bei Doppelmonstren und Zwillingsembryonen (z. B. Rudolph Meyer, A. f. Entwm. XXXVII, 85, 1913, H. Spemann u. H. Falkenberg, XLV, 371, 1919). Hier mögen alle diese so heterogen erscheinenden Dinge als Belege für die Intimstruktur eines umklappbaren „organischen Raumgitters“ dienen, dessen Postulierung übrigens Harrison (1921, S. 88) und Spemann (1919, S. 404, 409) sehr nahe gekommen sind. Mit besonderer Deutlichkeit mußte eine Entscheidung über das Vorhandensein eines umklappbaren Raumgitters getroffen werden können, wo es links und rechts verschieden ausgebildete Anhänge gibt, die nicht wie unsere Hände als Spiegelbilder zu betrachten sind. In der Tat haben sich alle Bruchdreifachbildungen an heterochelen Krebsen nur als Umklappung der mittleren Komponente aus einer proximalsehenden Bruchfläche erklären lassen, nicht etwa als eine Knospe der Gegenseite, denn stets sind an allen Komponenten jene Charaktere nachweisbar, die der einen Seite angehören, nicht aber jene der zweiten Scherenform, wenngleich Zusatzgebilde an der K-Schere in den ersten Stadien wenig differenziert, daher den einfacheren Z-Scheren recht ähnlich sehen können. So könnte auch der von Dawson [1920, Biol. Bulletin, XXXVIII] als „eine Ausnahme von Batesons Regel der sekundären Symmetrie“ beschriebene Hummer, bei dem angeblich die beiden sekundären zueinander spiegelbildlichen kleinen Z-Scheren so an die ursprüngliche große K-Schere grenzten, daß die zu dieser nähere Komponente ihre Symmetrie bewahrte hatte, bloß wenig ausgebildete K-Scheren darstellen, falls es sich nicht überhaupt um eine „Keimesversprengung“ (Zusatzheteromorphose, Przibram, 1910, S. 605) handelt, also eine „natürliche“ Transplantation mit spiegelbildlicher Verdoppelung.

Bei niederen Tieren und auf frühen Entwicklungsstufen haben mittlere Körperabschnitte die Fähigkeit, sowohl nach vorne einen Kopf als auch nach hinten zu einen Schwanz zu erzeugen. Zur Erklärung dieser „Totipotenz“ wäre es nicht notwendig, verschieden

geschichtete Zonen, welche von vorne nach hinten zu sich aneinanderschließen, anzunehmen. Es genügt die Annahme homogen gelagerter Raumgitterpunkte, deren, die nach vorne die Kopfteile, nach hinten die Schwanzteile erzeugen. T. H. Morgan hat dies (1909) Biol. Bull., XVI) richtig erkannt, als er seine frühere, bloß auf die sichtbare Schichtung der Substanzen basierte statische Anschauung (1906) über Formbildung bei den Tieren zugunsten unserer „dynamischen" aufgab. Er schreibt (1909, S. 276): „Aber der Punkt, den ich übersehen hatte, war, daß es nicht notwendig ist, daß ein heterogenes Netzwerk von Bioplasma existiert, weil die von diesem gebildete sichtbare Struktur verschieden ist. Das Verhältnis des polarisierten Materiales zu den Enden des Materiales (ja zu allen seinen Richtungen) genügt, um die Niveauverschiedenheit zu erklären. Wenn die Stereometrie auf einem dynamischen und nicht auf einem statischen Verhältnis der Teile beruht, ist dies in der Tat der logische Standpunkt". Sobald wir aber von den „totipotenten" Formen zu solchen mit beschränkter Potenz übergehen, reicht diese Betrachtungsweise (Morgans) nicht mehr aus. Nunmehr werden ja nur mehr „distale" Teile regeneriert, und zwar bei Planarien und Ringelwürmern von den vordersten Körperabschnitten Köpfe auch nach hinten zu, von den hintersten Schwänze auch nach vorne zu. Auch bei Transplanation solcher kleiner Endstückchen sind sie bloß zu einer Formbildung befähigt. Es findet nicht, wie Morgan aus solchen Versuchen schließen wollte, eine Umstimmung des kleinen Propfreises durch den Pfropfstamm, sondern gerade eine Bestätigung der beschränkten Potenz des ersteren statt (vgl. Exp. Zool., 2. Reg., 1909, 235). Wir können uns eine passende Vorstellung dieser Verhältnisse machen, indem wir uns an dem noch unentwickelten Tiere eine Anzahl ineinandergeschobener Raumgitter denken, die nun im Laufe der Entwicklung immer mehr auseinandergeschoben werden, so daß bei Erlöschen der Totipotenz einfachere Raumgitter in den distalen Teilen bestehen, die nun nach beiden Seiten hin bloß eine Form zustande bringen können. Ich stelle mir übrigens nicht etwa die Zellen des Tierkörpers selbst als die Punkte des Raumgitters vor und sehe auch ihre zur Umklappung der Form führende Drehung bloß als ein Mittel zur Ermöglichung dieses inversen Wachstumes nicht als dessen Ursache an, wie mehrere Autoren (Della Valle, Harrison, Spemann[1]) geglaubt zu haben scheinen. Die von Zur Strassen verfolgte Einstellung der Kernachse der Zellen im Verlaufe der Eientwicklung und Gewebebildung nach den Druckverhältnissen, welche mir als ein Beleg für diese Drehung gedient hat,

[1]) Auch J. Hadzi, brieflich.

ist ja eine bei Entlastung, also auch Anschnitt, eintretende rein physikalische, nicht spezifisch-stereometrische Erscheinung. Die auftretenden Winkel der Kernachsen aneinandergrenzender Zellen folgen überall dem einfachen oben (Kap. 3) erörterten Gesetze. Hingegen sollen die „Winkel" der organischen Raumgitter spezifisch sein und bei verwandten Formen sich graduell unterscheiden. Der uns bereits rühmlich bekannte D'Arcy Wentworth Thompson (1915, Trans. Roy. Soc. Edin. 857; 1917, S. 719) hat eine geistreiche „Theorie der Transformationen oder den Vergleich verwandter Formen" angebahnt, indem er durch homogene Deformation des in die Figur einer Tierart gelegten rechtwinkeligen Koordinatensystemes mit einem Schlage die Umrisse einer anderen Tierart erhielt. Da er diese Methode auch zur Rekonstruktion des allmählichen Überganges einer Tierart in die andere benutzt hat, so will ich weitere Besprechung späterer Gelegenheit, nämlich einer Darstellung quantitativer Methoden in der Vererbungs- und Abänderungslehre vorbehalten. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß solche „Transformationen" Veränderungen von Winkeln bedeuten, also die Wichtigkeit der Winkelmessung für die Erfassung der organischen Formbildung abermals bekräftigen. Thompson selbst betrachtet meist die Verhältnisse von Längen und kommt nur gelegentlich z. B. bei der Umformung durch „Verzerrung" (simple shear — S. 730) und der bekannten älteren Gesichtswinkelmessung (S. 742, Dürer, Camper) auf Winkel zu sprechen. Es ist eine vielversprechende, lockende Aufgabe der Zukunft, die Diagramme für die organischen Raumgitter zu entwerfen, die tierischen Formen in Formeln darzustellen.

---

# Schlußwort.

Mit dem Vergleiche der Arten untereinander und der Veränderlichkeit der Merkmale soll sich erst eine weitere Serie von Beiträgen zur quantitativen Biologie befassen.

Jetzt sei die Feder aus der Hand gelegt, um neues Rüstzeug zu sammeln gegen den Weltgeist, der eifersüchtig seine Geheimnisse vor dem Fürwitz des Menschen bewahren will, und das ist ein

## Ewiger Kampf.

(Gedichte von Hans Walter [Gustav Przibram], Wien, R. Lechner, 2. Aufl., 1903, S. 90.)

Der Weltgeist:

Mensch, erwäge deine Werke,
Kurz ist deine Erdenbahn.
Mensch, du hast nicht Götterstärke,
Strebe drum nicht himmelan!

Kriechend schleppe dich im Staube,
Erdgebor'ner, armer Wurm,
Jedem Windeshauch zum Raube,
Willst du kämpfen mit dem Sturm!! —

Mit dem leisen Druck der Finger
Werf' ich spielend dich ins Knie,
Du vergehst, du schwacher Ringer!
Mein Geheimnis kennst du nie! — —

Der Mensch:

Muß ich fallen, muß ich sterben,
Muß mein eigen Selbst vergeh'n:
Bleiben doch mir wack're Erben
Und der Kampf wird fortbesteh'n.

Andre Kämpfer werden kommen,
Endlos lösen sie sich ab,
Und mein Tod wird ihnen frommen,
Dann zur Stufe wird mein Grab.

Und sie steigen weiter, weiter,
Auf zu dir, du stolzer Geist,
Bis dereinst der letzte Streiter
Dein Geheimnis dir entreißt! —

---

# Literaturverzeichnis.

(Die nicht im Literaturverzeichnis angeführten, im Texte vorkommenden Arbeiten sind in der Experimentalzoologie I—V nachzusehen; Botanik ist nicht berücksichtigt.)

**Abderhalden,** Emil. Die Beziehungen der Wachstumsgeschwindigkeit des Säuglings zur Zusammensetzung der Milch beim Kaninchen, bei der Katze und beim Hunde. Zeitschrift für physiologische Chemie, XXVI, 498, 1898/99.

**Agar,** W. E. Transmission of Environmental Effets from Parent to offspring in Simocephalus vetulus. Philosophical Transactions of Royal Society London, B, 203, 1913.

— Parthenogenetic and Sexual Reproduction in Simocephalus retulus and other Cladocera. Journal of Genetics, III, 179, 1914.

**Agassiz,** L. Contributions to the Natural History of the United States of America, I, pt. 2., North American Testudinata, Boston, 1857.

**Aron,** H. Untersuchungen über die Beeinflussung des Wachstums durch die Ernährung. Berliner klinische Wochenschrift, LI, 972, 1914.

**Benedikt,** F. B., Der Grundstoffwechsel von Knaben im Alter von 1—10 Jahren. Proceedings academy Washington, VI, 7, 1920.

**Berezowski,** A. Studien über die Zellgröße, I. Über das Verhältnis zwischen der Zellgröße und der Gesamtgröße des wachsenden Organismus. Archiv für Zellforschung, V, 375, 1910.

— II. Archiv für Zellforschung, VII, 185, 1911.

**Bergmann** C. und **Leuckart,** R. Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches. Stuttgart, 1852.

**Bethke,** Hans. Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen. Zoologische Jahrbücher, Abh. f. allg. Phys., XXXVI (Heft 4), 589, 1919.

**Białaszewicz,** K. Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen. Bulletin Académie Sciences Cracovie. Math. natw. Klasse, 783, Krakau, 1908.

— Untersuchungen über die osmotischen Verhältnisse bei der Entwicklung der Frosch- und Hühnerembryonen. Bulletin Academie Cracovie, Jänner, 1912.

Über das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Teil I und II. Versuche an Hühner- und Froschembryonen. Archiv f. Entwicklungsmechanik, XXXIV, 489, 1912.

**Bolle,** Johann. Anleitung zur Kultur des Maulbeerbaumes und zur rationellen Aufzucht der Seidenraupen. Herausgegeben v. Ackerbauministerium, Görz, Druck Paternolli (italienische Ausgabe 1913), 1908.

**Bounoure,** Louis, Dytiscus marginalis. Mesures de croissance. (Briefliche Mitteilung an H. Przibram vom 25. April), 1913.

**Boveri,** Theodor. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, Fischer, 1904.

**Brandt,** Karl. Biologische und faunistische Studien an Radiolarien. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Syst. u. Biol., IX, 27, 1897.

— Das Hirngewicht und die Zahl der peripherischen Nervenfasern in ihrer Beziehung zur Körpergröße. Biologisches Zentralblatt, XVIII, 475 1898.

**Brook,** On the Rate of Development of the Common Shore Crab, Carcinus maenas. Annals and Magazine of Natural History (5), XIV, 202, tb. VII, 1884.

**Brook**, George. Note on the reproduction of lost parts in the lobster (Homarus vulgaris). Proceedings Royal Physical Society, CXVI, 370, **1887.**

**Brooks**, W. K. Stomatopoda in: The Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, XVI, **1886.**

**Brooks**, W. K. und **Herrick**, F. H. The Embryology and Metamorphosis of the Macroura. Memoirs of the National Academy of Sciences, 325, **1892.**

**Chambers**, Robert. Einfluß der Eigröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. Archiv für mikroskopische Anatomie, LXXII, 636, **1908.**

**Child**, C. M. Some Considerations concerning the Nature and Origin of Physiological Gradients. Biological Bulletin, XXXIX, 147, **1920.**

**Conklin**, Edwin G. Body Size and Cell Size. The Journal of Morphology, XXIII, 159, **1912.**

— Cell Size and Nuclear Size. Journal of Experimental Zoology, XII, 1, **1912.**

**Crozier**, W. J. The growth of the shell in the lamellibranch Dosinia discus (Reeve). Zoologische Jahrbücher, Abt. Anat. u. Ontog., XXXVIII, 577. **1914.**

**Daffner**, Franz. Das Wachstum des Menschen. 2 Aufl. Leipzig, Engelmann, **1902.**

**Dimon**, Abigail Camp. Quantitative Study of the Effect of Environment upon the Forms of Nassa obsoleta and Nassa trivittata from Cold Spring Harbor, Long Island. Biometrika, II, 24, **1903.**

**Donaldson**, Henry H. A Comparison of the White Rat with Man in Respect to the Growth of the Entire Body. (In coll. w. E. H. Dunn u. J. B. Watson.) Boas Memorial Volume, 1, **1906.**

— A Comparison of the Albino Rat with Man in Respect to the Growth of the Brain and of the Spinal cord. Journal Comparative Neurology a. Psychology, XVIII, 345, **1908.**

— On the Relation of the Body Length to the Body Weight and to the Weight of the Brain and of the Spinal cord in the Albino Rat (Mus norvegicus var. albus). Journal Comparative Neurology a. Psychology, XIX, 155, **1909.**

— (vorl. Mitt.: Proceedings Association American Anatomits. Anatomical Record, III, 245, **1909.**

— The Growth of the Brain, a Study of the Nervous System in Relation to Education, London, Scott Co.; New-York, Scribners Sons, **1909.**

— Further Observations on the Nervous System of the American Leopard Frog (Rana pipiens) compared with that of the European Frogs (Rana esculenta and Rana temporaria), Journal of Neurology and Psychology, XX, 1, **1910.**

— On the Percentage of Water in the Brain and in the Spinal Cord of the Albino Rat. Journal Comparative Neurology and Psychology, XX, 119, **1910.**

— On the Regular Seasonal Changes in the Relative Weight of the Central Nervous System of the Leopard frog, Journal of Morphology, XXII, 663, **1911.**

— und **Hatai**, Shinkishi. A. Comparison of the Norway Rat with the Albino Rat in Respect to Body Length, Brain Weight, Spinal cord Weight and the Percentage of Water in both the Brain and the Spinal cord. Journal Comparative Neurology, XXI, 417, **1911.**

— The Rat; Memoirs of the Wistar Institute of Anatomy and Biology No 6, Philadelphia, **1915.**

**Dreyer**, Georges. The Blood Volume of Mammals as determined by Experiments upon Rabbits, Guinea-pigs, and Mice, and its Relationship to the Body-Weight and to the Surface Area expressed in a Formula. Proceedings of the Royal Society, B, LXXXII, 545, **1910.**

**Driesch**, Hans. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Aphoristische Betrachtungen. Archiv für Entwicklungsmechanik, VI, 199, **1898.**

— Über rein-mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Archiv für Entwicklungsmechanik, VII, 65, **1898.**

**Du Bois**, D. und E. F. **Du Bois**. A height-weight formula to estimate the surface area of man, Proceedings Society experimental Biology, XIII, 77, **1916.**

**Duncker,** Georg. Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Tieren. Archiv für Entwicklungsmechanik, XVII, 533, **1904.**

**Durbin,** Marion L. An analysis of the rate of regeneration throughout the regenerative process. Journal Experimental Zoology, VII, 397 (Nr. 3), **1909.**

**Eckles,** C. H., and **Swett,** W. W. Some factors influencing the rate of growth and the size of dairy heifers at maturity, Missouri Agricultural Experiment Station, Research Bulletin, XXXI, 56, **1918.**

**Edwards,** Charles Lincoln. Variation, Development and Growth in Holothuria floridana Pourtales and in Holothuria atra Jäger. Biometrika, VI, 236, **1908–09.**

**Ehrenbaum.** Über den Hummer. Fischerei-Zeitung, Neudamm, VI, Nr. 29, 449, **1903.**

— Neuere Untersuchungen über den Hummer. Mitteilungen des Deutschen Seefischerei-Vereines, XIX, Nr. 5, 146, **1903.**

**Emmel,** Victor. The Relation of Regeneration to the Molting Process in the Lobster. Nr. 271, XXXVI, Report Commissioners of Fishery, Rhode Island, **1906.**

**Enriques,** Paolo. Della economia di sostanza nelle ossa cave. Archiv für Entwicklungsmechanik, XX, 427, **1906.**

— La forma come funzione della grandezza, 2a memoria: Ricerche sui gangli nervosi degli Invertebrati. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 655, **1908.**

— Wachstum und seine analytische Darstellung. Biologisches Zentralblatt, XXIX, 331, **1909.**

**Falck,** C. Ph. Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Wachstumsgeschichte der Tierkörper. Schriften Gesellsch. Beförderung ges. Naturwissenschaften Marburg, VIII, 165, **1857.**

**Fehling,** H. Beiträge zur Physiologie des placentaren Stoffverkehrs. Archiv für Gynaekologie, XI, 523, **1877.**

**Fowler,** G. H. Biscayan Plancton, Part 12. The Ostracoda. Transactions Linnean Society London (2) X, 219, **1909.**

**Friedenthal,** Hans. Das Wachstum des Körpergewichtes des Menschen und anderer Säugetiere in verschiedenen Lebensaltern. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, IX, 487, **1909.**

— Über das Wachstum des menschlichen Körpergewichtes in den verschiedenen Lebensaltern und über die Volummessung von Lebewesen. (Vortrag. Physiologische Gesellschaft Berlin, 25. Februar 1909.) Physiologisches Zentralblatt, XXIII, 529, **1909.**

— Experimentelle Prüfung der bisher aufgestellten Wachstumsgesetze. (Vortrag. 16. Juli 1909. Physiologische Gesellschaft Berlin.) Physiologisches Zentralblatt, XXIII, 540, **1909.**

— Die Zeiten der Verdopplung des Körpergewichtes neugeborener Tiere. (Vortrag. 17. Juni 1910. Physiologische Gesellschaft Berlin.) **1910.**

— Über die Gültigkeit des Massenwirkungsgesetzes für den Energieumsatz der lebendigen Substanz Zentralblatt für Physiologie, XXIII, 437, **1910.**

— Daten und Tabellen betreffend die Gewichtszunahme des Menschen und anderer Tierarten. Friedenthals Arbeiten a. d. Gebiet d. exper. Physiologie, Teil II, Jena, Fischer, 221, **1911.**

**Fröhlich,** Fr. W. Ermüdung und Erholung der Netzhaut in ihrer Beziehung zur Hell- und Dunkeladaption. Zeitschrift für Sinnesphysiologie, XLVIII, 110, **1914.**

— Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn, ein Beitrag zur allg. Physiologie der Sinne, Jena, Fischer, **1921.**

**Fulton,** T. W. Rate of Growth of Sea Fishes, Fishery Board for Scotland, Annual Report XX, pt. 3, **1901.**

— On the Rate of Growth of Fishes, Fishery Board for Scotland, Annual Report XXIV, pt. 3, **1906.**

**Funk,** Casimir und Archibald Bruce **Macallum,** Studies on Growth. II. On the probable Nature of the Substance promoting growth in young animals. The Journal of Biological Chemistry, XXIII, 413, **1915.**

**Gaule,** J. Zahl und Verteilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark· Abhandlungen Sächs. Akademie d. Wiss., math.-natw. Cl., XV, 737, **1889.**

**Geyer,** Kurt. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. In.-Diss. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, CV, 350, **1913.**

**Godlewski,** Emil. jr. Der Eireifungsprozeß im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermenkeimen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLIV, 499, **1918.**

**Goldschmidt,** Richard. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Roux's Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik, XXIV, **1920.**

**Hadley,** Philipp B. Regarding the Rate of Growth of the American Lobster. Biological Bulletin, X, 233, **1906.**

— id. XXX. Annual Report of Rhode Island Commission of Inland Fisheries. Special Paper XXIII, **1906.**

**Halban,** Josef. Die Größenzunahme der Eier und Neugeborenen mit dem fortschreitenden Alter der Mutter. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 439, **1910.**

**Hardesty,** J. Observations on the medulla spinalis of the elephant etc. Journal of Comparative Neurology, XII, 125, **1902.**

**Harrison,** Ross G. On relations of symmetry in transplanted limbs. The Journal of experimental Zoology, XXXII, 1, **1921.**

**Hatai,** Shinkishi. A Formula for determinating the Total Length of the Leopard Frog (R. pipiens) for a given Body Weight. The Anatomical Record, V, 309, **1911.**

**Hecht,** Selig. The photic sensivity of Ciona intestinalis. The Journal of General Physiology, I (Nr. 2), 147, **1918.**

— Sensory equilibrium and dark adaptation in Mya arenaria, J. gen. Physiol., I (Nr. 5), 545, **1919.**

— Human Retinal Adaptation, Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A., Washington, VI (3), 112, **1920.**

— The photochemical nature of the photosensory process. J. gen. Physiol., II (Nr. 3), 229, **1920.**

— Intensity and the process of photoreception. J. gen. Physiol., II (Nr. 4), 337, **1920.**

— The dark adaptation of the human eye. J. gen. Physiol., II (Nr. 5), 499, **1920.**

— Photochemistry of visual purple, I. The kinetics of the decomposition of visual purple by light. J. gen. Physiol. III (Nr. 1), 1, **1920.**

— Photochemistry of visual purple II. The effect of temperature on the bleaching of visual purple by light. J. gen. Physiol., III (Nr. 3), 285, **1920.**

— The Nature of Foveal Dark Adaption, Journal gen. Physiology, IV, 113, **1921.**

**Henneguy,** L. Felix. Les Insectes, Paris, Masson, **1904.**

**Herlitzka,** Amedeo. Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). Archiv für Entwicklungsmechanik, IV, 624, **1897.**

— Ein Beitrag zur Physiologie der Regeneration. Elektro-physiologische Untersuchungen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXX/2, 126, **1910.**

**Herrick,** Francis Hobart. The American Lobster. Bulletin U. S. Fish Commission. 1. (tab. A—J, 1—54), 96ff., **1895.**

**Hertwig,** R. Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv für Zellforschung, I, 1, **1908.**

— Lehrbuch der Zoologie, 10. Auflage, Jena, Fischer, **1912.**

**Hesse,** Richard. Der Tierkörper als selbständiger Organismus (I. Bd. von „Tierbau und Tierleben"). Leipzig und Berlin, Teubner, **1910.**

**Hesse,** Richard. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., XXXVIII, (H. 3), 243, **1921.**

**Hoffmann,** C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen. VI. Reptilien, III. Schlangen, S. 1829, **1890.**

**Hutchinson,** John. Von der Capacität der Lungen und von den Atmungs-Funktionen, übers. v. Samosch, Braunschweig, Vieweg, **1849.**

**Van Iterson,** G. Mathematische und mikroskopische anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. 1—331, 16tbo., 100ffgs., Jena, Fischer, **1907.**

**Jackson,** C. M. On the prenatal growth of the human body and the relative growth of the various organs and parts. American Journal of Anatomy, IX, 119, **1909.**

— und L. G. **Lowrey.** On the relative growth of the component parts (head, trunk and extremities) and systems (skin, skeleton, musculature and viscera) of the albino rat. Anatomical Record, VI, 449, **1912.**

— Postnatal growth and variability of the body and of the various organs in the albino rat. American Journal of Anatomy, XV, **1913.**

— Changes in the Relative Weights of the various parts, Systems and Organs of Young Albino Rats held at constant Body-Weight by Underfeeding for various Periods. Journal experimental Zoology, XIX, 99, **1915.**

**Jenkinson,** J. W. Growth, Variability and Correlation in Young Trout. Biometrika, VIII, 445, **1911—12.**

**Jennings,** H. S. Heredity, Variation and Evolution in Protozoa I. Journal of Experimental Zoology, V, 577, **1908.**

— II. Proceedings American Philosophical Society, XLVII, 393, **1908.**

— und G. T. **Hargitt.** Characteristics of the Diverse Races in Paramecium. Journal of Morphology, XXI, 495, **1910.**

**Jensen,** Paul. Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. Pflügers Archiv, LIV, 537, **1893.**

**Kellicott,** William E. The Growth of the Brain and Viscera in the Smooth Dogfish, Mustelus canis, Mitchill. The American Journal of Anatomy, VIII, 320, **1908.**

**Klatt,** Berthold. Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXVI, 387, **1913.**

**Külbs.** Über Herzgewicht bei Tieren. Verh. 26. Kongreß innere Medizin, Wiesbaden, 198, **1909.**

**Lange,** W. Untersuchungen über den Hämoglobingehalt, die Zahl und die Größe der roten Blutkörperchen. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. allg. Z. u. Phyol., XXXVI, 657 **1919.**

**Leonhardt.** Der Lachs, Neudamm, 14, **1905.**

**Levi,** Giuseppe. Vergleichende Untersuchungen über die Größe der Zellen, Verhandlungen d. Anatom. Gesellschaft, XIX, Vers. Genf, 156, **1905.**

— Studî sulla grandezza delle cellule. 1. Ricerche comparative sulla grandezza delle cellule dei Mammiferi. Archivio di Anatomia e di Embriologia, V, 291, **1906.**

— und Tullio **Terni.** Studî sulla grandezza delle cellule, II. Le variazioni dell'indice plasmaticonucleare durante l'intercinesi. Archivio Italiano di Anatomia e di Embriologia, X, 545, **1911.**

**Loeb,** Jacques. The Organism as a Whole from a physicochemical Viewpoint, New-York a. London, Putnams Sons, **1916.**

— und **Nothrop,** J. H. Heliotropic animals as photometers on the basis of the validity of the Bunsen-Roscoelaw for heliotropic reactions. Proceedings Natural Academy Sciences Washington, III, 539, **1917.**

— und **Wasteneys,** H. A reexamination of the applicability of the Bunsen-Roscoelaw to the phenomena of animal heliotropisun. J. exper. Zool. XXII, 187, **1917.**

**Luciani** und **Lo Monaco.** L'acroissement progressif en poids et en azote de la larve du ver-a-soie. Archives Italiennes de Biologie, XXVII, 340, 1897.

**Lyon,** E. P., Results of Centrifugalizing Eggs. I. The Specific Gravity of Eggs and the Changes in Specific Gravity occuring during Development. II. Effects of centrifugalizing unfertilized Eggs on their Development. A. f. Entwicklungsmechanik, XXIII, 150, 3 Figs., 1907.

**Macallum,** A. B. The Inorganic Composition of the Blood in Vertebrates and Invertebrates, and its Origin, Proceedings of Royal Society, B, LXXXII, 602, 1910.

**Macbride,** E. W. und A. **Jackson.** The inheritance of Colour in the Stick-Insect, Carausius morosus. Proceedings of Royal Society, London, B, LXXXIX (Nr. B 611), 109, 1915.

**Mac Leod,** Julius. The Quantitative Method in Biology, Manchester, University Press (Publ., biol. Series Nr. II), 1919.

**Medigreceanu,** F. On the Relative Sizes of the Organs of Rats and Mice bearing Malignant New Growths. Proceedings of the Royal Society, B, LXXXII, 286, 1910.

**Meeh,** K. Oberflächenmessungen des menschlichen Körpers. Zeitschrift für Biologie, XV, 425, 1879.

— Volummessungen des menschlichen Körpers und seiner einzelnen Teile in den verschiedenen Altersstufen. Zeitschrift für Biologie, XXXI (N. F. XIII), 125, 1895.

**Meek,** A. Rate of Growth of the Crab. Northumberland Sea Fisheries Committee. Report of Scientific Investigations for 1902. 58. (Newcastle-upon Tyne), 1903.

**Mehnert,** Ernst. Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien; Schwalbes Morphologische Arbeiten, Jena, 1897.

**Mendel,** L. B. Das Wachstum. Ergebnisse der Physiologie, XV, 102, 1916.

**Metalnikow,** S. Über die Ernährung der Infusorien und deren Fähigkeit, ihre Nahrung zu wählen. Travaux Société Imp. des Naturalistes de St. Petersbourg, XXXVIII, 181, 1907.

**Metcalf,** H. E. (nach Mitteilung v. Ch. Zeleny.) Transactions of the American Microscopical Society, XXXIV, 167, 1915.

**Miller,** Newton. Reproduction in the brown rat (Mus Norwegicus). American Naturalist, XLV, 623, 1911.

**Minot,** C. S. The problem of age, growth and death (1907). Science Series Nr. 21, Putnams Sons, New-York a London, 1908.

— Moderne Probleme der Biologie, Jena, 1913.

**Möller,** V. v. Die spiralgewundenen Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes. Mém. Acad. imp. St. Petersbourg (7), XXV, Nr. IX, 1, 15 Tbs., 1878.

**Moleschott,** Jac. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere, XII./2, Giessen, 225, 1879.

**Morgan,** T. H. Studies of the (Partial) Larvae of Sphaerechinus. Archiv für Entwicklungsmechanik, II, 81, 1896.

— The Proportionate Development of Partial Embryos. Archiv für Entwicklungsmechanik, XIII, 417, 1902.

— The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Archiv für Entwicklungsmechanik, XVI, 117, 1903.

— The Dynamic Factor in Regeneration. Biological Bulletin, XVI, 265, 1909.

**Morgulis,** S. Contribution to the physiology of regeneration. I. Experiments on Podarke obscura. Journal Experimental Zoology, VII, 595, 1909.

— Regulation of the water content in regeneration. Journal Experimental Zoology, X, 321, 1911.

— Studies on Inanition in its bearing upon the Problem of Growth. I. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, XXXII, 169, 1911.

— Studien über Inanition in ihrer Bedeutung für das Wachstumsproblem. II. Experimente an Triton cristatus. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 617, 1912.

**Morgulis**, S. Changes in the weight and composition of fasting lobsters. Journal f. biological Chemistry, XXIV/2, 137 **1916.**

**Müller**, Ernst. Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildkaninchen Zoologische Jahrbücher, Abt. f. allg. Z. u. Physiol., XXXVI (Heft 4), 503, **1919.**

**Müller**, Josef. Zur Naturgeschichte der Kleiderlaus. Das österreichische Sanitätswesen, XXVII (Nr. 36, 38 u. 47/49, Beilage), **1915.**

**Osborne**, Thomas B. und **Lafayette** B. Mendel. The Resumption of Growth after long continued failure to grow. The Journal of Biological Chemistry, XXIII, 439, **1915.**

**Ostwald**, Wolfgang. Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Roux's Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik, V. Heft, 71 Seiten, 43 Fig., XI Taf., Leipzig, Engelmann, **1908.**

**Pantel**, J., Thrixion Halidayanum Rend. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule, XV, **1898.**

**Papanicolau**, G. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biologisches Zentralblatt, XXX, 430, **1910.**

**Parrot**, C., Über die Größenverhältnisse des Herzens der Vögel, Zoologische Jahrbücher, VII., Abt. f. Syst. 496. **1893.**

**Pézard**, A. Numerical law of regression of certain secondary sex characters. Journal of Physiology, III, 271, **1921.**

**Pearl**, Raymond. Variation and Correlation in Brain-weight. Biometrika, IV, 13. **1905.**

**Pearson**. K. On the Size of the Blood corpuscles in Rana. Biometrika, VI, 403, **1909.**

**Pfaundler**, M. Körpermaß-Studien an Kindern. Zeitschrift für Kinderheilkunde XIV/1—2, **1916.**

**Pirquet**, Clemens. System der Ernährung, I., II., Berlin, Springer, **1917.**

**Popoff**, Methodi. Experimentelle Zellstudien. Archiv für Zellforschung, I, 246, 18 Fig., **1908.**

**Przibram**, Hans. Versuche und Theorien über Regeneration. Zentralblatt für Physiologie, XVIII, 25, Februar, **1905.**

Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration, eb. XIX, 2. Dezember, **1905.**

Die „Heterochelie" bei decapoden Crustaceen, Archiv für Entwicklungsmechanik, XIX, 181, **1905.**

Die „Scherenumkehr" bei decapoden Crustaceen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 266, **1907.**

— Experimentalzoologie I., Embryogenese, Deuticke, Wien und Leipzig, **1907.**

— Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme, Engelmann, Leipzig (Roux Vorträge III), **1908.**

— II. Regeneration. **1909.**

— III. Phylogenese. **1910.**

— Die Homoeosis bei Arthropoden (1). Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX 587, **1910.**

— Inneres Gleichgewicht der Lebewesen. Vortrag, Frankfurt, Seuckenberg, Ges., **1911.**

Asymmetrie-Versuche als Schlüssel zum Bilateralitätsprobleme. Verhandl. des VIII. internat. Zoologenkongresses, Graz, 15.—20. August 1910, Fischer Jena, **1912.**

— Die Kammerprogression der Foraminiferen als Parallele zur Häutungsprogression der Mantiden. Archiv für Entwicklungsmechanik. XXXVI. 194, **1913.**

— Experimentalzoologie, IV. Vitalität, Deuticke, Leipzig u. Wien, **1913.**

— V. Funktion, **1914.**

— Wachstumsmessungen an Sphodromantis, III. Länge der regenerierten und normalen Schreitbeine. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLIII, 1, **1917.**

— (Homoeosis 2). Transitäre Scherenformen der Winkerkrabbe. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLIII, 47, **1917.**

**Przibram,** Hans, (Homoeosis 3). Fühlerregeneration halberwachsener Sphodromantislarven. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLIII, 63, **1917.**
— Tierische Regeneration als Wachstumsbeschleunigung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLV, 1, **1919.**
— (Homoeosis 4). Fangbeine als Regenerate. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLV, 39, **1919.**
— (Homoeosis 5). Fußglieder an Käferfühlern. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLV, 52, **1919.**
— (Homoeosis 6). Regeneration beim Hautflügler, Cimbex axillaris. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLV, 69, **1919.**
— Die Häutungsprogression der Ringelnatter, Tropidonotus natrix L., als Typus des „Ballastwachstums". Anatomische Hefte, LVII, Heft 171/173, S. 549, **1919.**
— Teratologie und Teragenese, Springer, Berlin (Roux Vorträge), **1920.**
— Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLVIII, 205, **1921.**
— und **Megušar** Franz,. Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burm. 1. Länge und Masse. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 680, **1912.**
— und Adolf **Walther.** Keine Größenzunahme der frischgeschlüpften Sphodromantis mit dem Alter der Mutter, zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen V. Archiv für Entwicklungsmechanik, XL, 416, **1914.**

**Pütter,** August. Aktive Oberfläche und Organfunktion. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, XII, 125, **1910.**
— Die Leistungen der Vögel im Fluge I. Die Naturwissenschaften, II, 701, **1914.**
— II., ebenda, 725, **1914.**
— Vogel und Flugzeug, ebenda, 861, **1914.**
— Die Gesamtmenge des Blutes im Menschen und in den Säugetieren. Die Naturwissenschaften (Springer, Berlin), I, 1029, **1913.**
— Studien über physiologische Ähnlichkeit, I bis IV. Pflügers Archiv, CLXVIII, 209, **1917.**
— Studien zur Theorie der Reizvorgänge I—IV. Pflügers Archiv, CLXXI, 201, **1918.**
— Studien über physiologische Ähnlichkeit, V. Ähnliche Herzgrößen. Pflügers Archiv, CLXXII, 367, **1918.**
— Zur Physiologie der Lebensdauer. Die Naturwissenschaften, VIII (Heft 11), 201, (12. März), **1920.**
— Studien über physiologische Ähnlichkeit, VI. Wachstumsähnlichkeiten. Pflügers Archiv, CLXXX, 298, **1920.**
— Lebensdauer und Alternsfaktor. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, XIX, 9, **1920.**

**Quetelet,** Ad. Recherches sur la loi de la croissance de l'homme. Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale de Bruxelles, VII (5. Mars 1831), **1832.**
— Anthropométrie ou mesure des Differentes Facultés de l'Homme. Bruxelles, C. Muquardt, Leipzig u. Gent, **1870.**

**Rabl,** C. Über den Bau und die Entwicklung der Linse, III. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XLVII, 1, **1900.**

**Read,** J. Marion. The Intra-Uterine Growth-Cycles of the Guinea-Pig. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXV, 708, 2 Fig. (eingeg. 5 November 1912), **1913.**

**Reed,** H. S. The Nature of the Growth Rate. The Journal of General Physiology, II, 545, **1920.**

**Reuss.** Berichte k. Bayer. Biol. Versuchsanstalt, f. Fischerei, München, I, 185 **1908.**

**Rhumbler,** Ludwig. Der Aggregatzustand und physikalische Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschrift f. allgemeine Physiologie I, I. Teil, 279, 1 Taf., **1902.**
— II. Teil, ebenda, II, 183, 1 Taf., 80 Textfig., **1903.**
— Mitteilungen über Foraminiferen. Verhandlungen Deutsch. Zoolog. Gesellschaft, XV, 97, 9 Fig., **1905.**

**Rhumbler,** Ludwig. Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amoeben. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, LXXXIII, 1, **1905.**
Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition in: Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, III. Bd., Kiel u. Leipzig Lipsius u. Tischler. Erster Teil: Die allgemeinen Organisationsverhältnisse **1909—1911.**

**Riboisière,** J. de la. Recherches organométriques en fonction du Régime alimentaire sur les Oiseaux. Collection de Morphologie Dynamique, dir. F. Houssay, Paris, Hermann et fils, II, **1910.**

**Robertson,** T. B. Studies on the growth of man. I. The pre-and post-natal growth of infants. American Journal of Physiology, XXXVII/1, 1, **1917.**
— II. The post-natal loss of weight in infants and the compensatory over-growth which succeeds it, Ss., 74, **1917.**
— On the Normal Rate of Growth of an Individual, and its Biochemical Significance. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 581, **1908.**
— Note on the Chemical Mechanics of Cell-Division. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVII, 29, **1909.**
— Further Remarks on the Chemical Mechanics of Cell-Division. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXII, 308, **1911.**
— und L. A. **Ray.** Experimental studies on growth, I. Methods. Journal of biological chemistry, XXIV,3, 347,
— (allein). II. The normal growth of the white mouse, 363,
— (allein). III. The influence of the anterior lobe of the pitnitary body upon the growth of the white mouse, S. 385.
— (allein). IV. The influence of tethelin, the growth-controlling principle of the anterior lobe of the pituitary body upon the growth of the white mouse, 397,
— (allein). On the Isolation and Properties of Tethelin, the Growth-controlling principle of the Auterior Lobe of the pituitary Body, S. 409, **1916.**

**Saint-Loup,** R. Sur la vitesse de croissance chez les Souris. Bull. Soc. Zool. Françe, XVIII, 242, **1893.**

**Schaper,** Alfred. Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. Archiv für Entwicklungsmechanik, XIV, 307, Tab. XV—XXV, 6 Fig. **1902.**

**Schjelderup,** Harald K. Über die Abhängigkeit zwischen Empfindung und Reiz. Zeitschrift für Psychologie, LXXX, **1918.**

**Schmidt,** Adolf. Über den Einfluß der Domestikation auf die mechanischen Qualitäten der Pars compacta von Sus scrofa dom. nebst einigen Beiträgen zur Theorie der funktionellen Anpassung des Extremitätenskeletts. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLI, 472 und 605, **1915.**

**Schönborn,** E. Graf von. Weitere Untersuchungen über den Stoffwechsel der Crustaceen. Zeitschrift für Biologie, LVII, 334, **1912.**

**Schlumberger,** C. Revision des Biloculines des grands fonds. Mém. Soc. Zool Françe, IV, 542—578, **1891.**

**Schuster,** E. First Results from the Oxford Anthropometric Laboratory. Biometrika, VIII, 40, **1912.**

**Scott,** G. G. Further Notes on the regeneration of the fins of Fundulus heteroclitus. Biological Bulletin, XII, 385, **1907**

**Soubeiran,** L. Sur l'histoire naturelle des Écrevisses. Comptes Rendus Acad. Paris, LX, 1249, **1865.**

**Spemann,** Hans. Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo I—VI. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLIII, 448, **1918.**
— und Hermann **Falkenberg.** Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XLV, 371, **1919.**

**Springer,** Ada. A Study of Growth in the Salamander, Diemyctylus viridescans. Journal of Experimental Zoology, VI, 1, **1909.**

**Steche,** O. und P. **Waentig.** Untersuchungen über die biologische Bedeutung und die Kinetik der Katalase. Festschrift zum 60. Geburtstag von C. Chun; Zoologica, LXVII, 415, **1912.**

**Stockard**, Charles R. Developmental Rate and Structural Expression: An Experimental Study of Twins, Double Monsters' and single Deformities and the Interaction among Embryonic Organs during their Origin and Development. The American Journal of Anatomy, XXVIII, 115, **1921**

**Sutherland**, G. F. Nuclear Changes in the Regenerationg Spinal Cord of Rana clamitans. Biological Bulletin, XXVIII (Nr. 3), 119, **1915.**

**Sztern**, Henryk. Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burm.. II. Länge, Breite und Höhe (zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. VI. Mitteilung). Archiv für Entwicklungsmechanik, XL, 429, **1914.**

**Tangl**, Fr. Über die Gültigkeit des Rubnerschen Wachstumsgesetzes in verschiedenen Tierklassen. Arbeiten auf dem Gebiete der chem. Physiologie, XI (N. F.; 6. Heft), 87, **1919.**

**Tannreuther**, Geo. W. Origin and Development of the Wings of Lepidoptera. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 275, **1910.**

**Thompson, D'Arcy Wentworth.** On Growth and Form. Cambridge, University Press, **1917.**

**Thompson, Millet.** T. The Metamorphosis of the Hermit Crab. Proceedings Boston. Society of Natural History, XXXI, 147, tab. 4—10, **1903.**

**Timmann**, Otto. Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildenten. Zoologische Jahrbücher, Abh. f. allg. Zool. u. Phys., XXXVI (Heft 4), 621, **1919.**

**Vosseler**, J. Die Gattung Myrmecophana Brunner, ihre hypertelische und Ameisennachahmung. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Syst., XXVII, 157, **1909.**

**Ward**, H. M. On the Biology of Bacillus ramosus Fraenkel, a Schizomycete of the River Thames. Proceedings Royal Society, LVIII, 265, **1895.**

**Warneke**, P. Mitteilung neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugern, nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Gehirngewichte bei den verschiedenen Species. Journal für Psychologie und Neurologie, XIII, 355, **1909.**

**Warren**, Ernest. A Preliminary Attempt to ascertain the Relationship between the Size of Cell and the Size of Body in Daphnia magna Strans. Biometrika, II, 255, **1902—03.**

**Weber**, Max. Die Säugetiere, Fischer, Jena, S. 117 **1904.**

**Weinland**, E. Über den anoxybiontischen Abschnitt der chemischen Prozesse bei Caliphora. Zeitschrift für Biologie, XLVIII, 87, **1906.**

**Weiss**, Otto. Wachstum und Zellgröße bei Cyprinus carpio. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Physiol., XXXVIII (2), **1921.**

**Welcker**, H. Darstellung der Schlachte-Resultate bei Fütterungsversuchen. Die landwirtschaftl. Versuchsstationen (Nobbe), VI, 488, **1864.**

— und A. **Brandt.** Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Tieren. Archiv für Anthropologie, XXVIII, 1, **1903.**

**Wenger**, Friedrich. Beitrag zur Anatomie, Statik und Mechanik der Wirbelsäule des Pferdes mit besonderer Berücksichtigung der Zwischenwirbelscheiben Archiv für Entwicklungsmechanik, XLI, 323 und 371, **1915.**

**West**, G. M. Anthropometrische Untersuchungen über die Schulkinder in Worcester Mass., Amerika. Archiv für Anthropologie, XXII, 13, **1892.**

**Williams**, Charles E. Notes on the Life History of Gongylus gongyloides, a. Mantis of the Tribe Empusides and a Floral Simulator. Transactions Entomological Society London, part I, 125, April **1904.**

**Williamson**, H. C. On the Larval and Early Young Stages, and Rate of Growth of the Shore-Crab, Carcinus maenas, Leach. Annual Report Fishery Board for Scotland, part III, 136, tb. VII—XIII, **1903.**

— Contributions to the Life-Histories of the Edible Crab (Cancer pagurus) and of other Decapod Crustacea: Impregnation, Spawning, Casting, Distribution. Rate of Growth. Annual Report Fishery Board for Scotland, part. III, 100. tab. I—V, **1904.**

**Williamson,** H. C. Report on Larval and Later Stages of certain Decapod Crustacea. Fisheries Scotland, Scientific Investigations, I, 1909, **1911**.

**Winter,** F. W. Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus. Forskal. Archiv für Protistenkunde, X, 1—10.. Fig., tab. I—II, **1907**.

**Wilson,** E. B. Reversal of Asymmetry in Alpheus heterochelis. Biological Bulletin. IV, 197, **1903**.

**Witschi,** Emil. Über merogenetische Entwicklung aequipotentieller Fragmente. Festschrift für Zschokke, Nr. 36, **1920**.

**Yerkes,** R. M. A study of variation in the Fiddler Crab, Gelasimus pugilator. Proceedings American Academy Arts and Science, XXXVI, 415, **1901**.

**Zeleny,** Charles. The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Journal of experimental Zoology, II, 347, **1905**.

— The Quantitative Study of the Internal Factors controlling Regeneration. Proceedings Seventh intern. Zool. Congress, 491, **1907**.

— Some Internal Factors concerned with the Regeneration of the Chelae of the Gulf-Weed Crab (Portunus sayi). Carnegie Institution Publication Nr. 103: 103—138, **1908**.

— Some Experiments on the Effect of Age upon the Rate of Regeneration. Journal of Experimental Zoology, VII, 563, **1909**.

— The Effect of Successive Removal upon the Rate of Regeneration. Journal of Experimental Zoology, VII, 477, **1909**.

— The Relation between Degree of Injury and Rate of Regeneration. Additional Observations and General Discussion. Journal of Experimental Zoology, VII, 513, **1909**.

— A Comparison of the Rates of Regeneration from old and from new tissue. Proceedings of the National Academy of Sciences, II (8), 484, **1916**.

— The Effect of Successive Removal upon the Rate of Regeneration. Proceedings of the National Academy of Sciences, II (8), 487, **1916**.

— Studies on the Factors controlling the Rate of Regeneration. Illinois Biological Monographs, III, Nr. 1, **1916**.

**Zuelzer,** Margarete. Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Asellus aquaticus. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, **1907**.

# Tabellen.

Die Tabellen enthalten eine Sammlung von Konstanten, welche sich auf die Größenverhältnisse innerhalb einer Tierart beziehen und in die am Kopfe jeder Tabelle besprochene Formel eingesetzt die absoluten Zahlen zu bestimmen erlauben.



(Tabellen mit Konstanten, welche verschiedene Modifikationen, Rassen, Geschlechter, Arten untereinander in Beziehung zu setzen erlauben, sollen späteren Beiträgen vorbehalten bleiben.)

Tabelle I.

Das Herzgewicht der Wirbeltiere (*y*) ist dem Körpergewicht (*x*) bei verschieden-großen Exemplaren innerhalb einer Spezies annähernd proportional (*k*), $y = k \cdot \frac{x}{1000}$; schwankt jedoch namentlich bei den Säugetieren nach der Entwicklungsstufe am deutlichsten bei den mit einem Sternchen versehenen Spezies. Arten, für welche bloß Herzgröße eines einzelnen Exemplares bekannt ist, wurden nicht aufgenommen; wenn von einem Autor bloß ein Exemplar einer sonst noch verwendeten Art bearbeitet wurde, ist die Angabe rund eingeklammert.

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | x Totalgewicht g | k Herz (‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Primaten | Homo | sapiens | Mensch | 7500—75000 | 5·5* | Vierordt, Oppenheimer, Bergmann, Gocke u. a. vgl. Hesse | 1921 |
| Raubsäuger | Felis | domestica | Hauskatze | 293—33400 | 4·6 | (Roaf, vgl.) Hesse | „ |
| „ | Putorius | ermineus | Hermelin | 96—293 | 9·3 | Hesse | „ |
| „ | „ | nivalis | Mauswiesel | 33—79 | 9·8 | „ | „ |
| „ | „ | putorius | Iltis | 458—1772 | 7* | (Bethke, vgl.) „ | „ |
| „ | Mustela | foina | Steinmarder | 1402—1615 | 7·4 | „ | „ |
| „ | „ | martes | Baummarder | 1034—1777 | 7·8 | „ | „ |
| „ | Canis | vulpes | Fuchs | 4627—7620 | 9·3 | „ | „ |
| | „ | domesticus | Haushund | 289—14000 | 7·5* | Joseph, Welcker u. Brandt vgl. Hesse | „ |
| „ | „ | lupus | Wolf | 26000 (36000) | 9 | (Klatt, vgl.) Hesse | „ |
| „ | „ | aureus (?) | Schakal | 7000—8000 | 6·75 | ( „ „ ) „ | „ |
| Nagetiere | Mus (Epimys) | decumanus | Wanderratte | 30—362 | 4* | „ | „ |
| „ | „ „ | „ albus | Albino „ | [80—195<br>49—418·5 | 5·6*<br>4·87 + 1·46 | Medigreceanu<br>Donaldson | 1910<br>1915 |
| „ | „ „ | rattus | Hausratte | 173—208 | 4·9 | Hesse | 1921 |
| „ | Mus | sylvaticus | Waldmaus | 11·8—28·5 | 7·1 | „ | „ |
| „ | „ | musculus | Hausmaus | 16—32 (?)<br>9—29 | 4·2<br>7(5-10) | Medigreceanu<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Microtus | terrestris | Mollmaus | 72—114·5 | 3·7 | „ | „ |
| „ | „ | arvalis | Feldmaus | 16—23 | 6 | „ | „ |
| „ | Evotomys | hercynicus | Waldwühlmaus | 13—26 | 5·37 | „ | „ |
| | Cricetus | cricetus | Hamster | 203—394 | 4·3 | „ | „ |
| „ | Myoxus | glis | Siebenschläfer | 101—102 | 5·3 | „ | „ |
| „ | Sciurus | vulgaris | Eichhörnchen | 167—435 | 6 (5-10) | Bergmann s. Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | Lepus (Cuniculus) | cuniculus | Kaninchen | 59—4790 | 3* | Grober, Hasenfeld u. Romberg, vgl. Hesse | 1921 |
| „ | „ | europaeus | Hase | 2947—4512 | 7·7<br>8·9 | Bergmann s. Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| Huftiere | Equus | caballus | Pferd | 430.000—515.000 | 7 + 1 | Bergmann s. Parrot<br>Colin u. Pucci<br>M. Müller, vgl. Hesse | 1893<br><br>1921 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | x Totalgewicht g | k (Herz ‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Huftiere | Bos | taurus | Rind | 401 000—829 000 | 4·5* | Bergmann s. Parrot<br>Schneider, vgl. Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | Ovis | aries | Schaf | 37.030—53.100 | 6<br>5* | Bergmann s. Parrot<br>Seeburger, vgl. Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | Cervus | capreolus | Reh | 17.500—28.500 | 9 | Bergmann s. Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | Sus | scrofa | Schwein | 49.700—117.000 | 4* | (Bergmann vgl.) Hesse | 1921 |
| Fledermäuse | Myotis | myotis | Fledermaus | 17—30 | 9·6 | (Strohl u.) „ | „ |
| „ | Vesperugo | pipistrellus | Zwerg „ | d. 3·73 | 14·4 | „ | „ |
| Insektenfresser | Erinaceus | europaeus | Igel | 516—1241 | 5 : 1·2* | Noé (nicht Maurel!) s. Riboisière<br>(Welcker vgl.) Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Crocidura | russulus | Hausspitzmaus | 7—12 | 9·6 | Hesse | 1921 |
| „ | Talpa | europaea | Maulwurf | 28—86 | 5·7 | „ | „ |
| Sperlingvögel | Padda | oryzivora | Kalfat | 20—26 | 11·4 | Riboisière | 1910 |
| „ | Emberiza | citrinella | Goldammer | 24·5—32 | 14·2 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Coccothraustes | coccothraustes | Kernbeisser | 49—60 | 13·5 | „ | „ |
| „ | Ligurus | chloris | Grünling | 17—26 | 14·2<br>16·2 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Loxia | curvirostra | Kreuzschnabel | 37—39 | 18·2 | „ | „ |
| „ | Zonotrichia | leucophrys | Westam. Sperling | 21·3—28 | 9·1 + 0·5 | Dal Piar vgl. Hesse | 1921 |
| „ | Passer | domesticus | Haussperling | 23—34 | 16·2 + 0·3<br>13—15 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | „ | montanus | Feldsperling | 23—30 | 14—18 | „ | „ |
| „ | Fringilla | montifringilla | Bergfink | 25—28·4 | 13·3 | „ | „ |
| „ | „ | coelebs | Buchfink | 17·5—26·4 | 14 + 0·2<br><br>13·1 + 1 | Parrot<br>(Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910)<br>1921 |
| „ | Carduelis | carduelis | Distelfink | 10·8<br>12·7—11·6 | 15·3*<br>10·7 | „<br>Riboisière | „<br>1910 |
| „ | Pyrrhula | europaea | Gimpel | 19—22 | 13·5 + 2 | „ | „ |
| | Serinus | hortulanus | Hortolan | 10·9—11·5 | 15·5 | „ | |
| „ | Sturnus | vulgaris | Star | 42—85 | 14 + 3* | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | x<br>Totalgewicht g | k<br>Herz<br>(⁰/₀₀) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sperlingvögel | Oriolus | galbula | Pirol | 45·5—78 | 22 4·5* | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | Garrulus | glandarius | Eichelhäher | 128—187 | 10±1·5* | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910)<br>1921 |
| ,, | Pica | pica | Elster | 168—243 | 9·3 0·7<br><br>10·7 1 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1893)<br>,, |
| ,, | Nucifraga | caryocatactes | Nußhäher | 132—165 | 12·4 | ,, | ,, |
| ,, | Corvus (Trypanocorax) | frugilegus | Saatkrähe | 396—532 | 10·2 | ,, | ,, |
| ,, | Corvus (Colaeus) | monedula | Dohle | 225—237 | 11·3 | ,, | ,, |
| ,, | Corvus | corone | Rabenkrähe | 336—544 | 9·6 | Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| ,, | ,, | cornix | Nebelkrähe | 425—586 | 10·6<br>8·8±1·2 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | Lanius | collurio | Neuntöter | 26—29 | 10·8 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | excubitor | Großer Würger | 60—72 | 16·4±1 | ,, | ,, |
| ,, | Acredula | caudata | Schwanzmeise | 7·5—8·4 | 14·3±1·5 | ,, | ,, |
| ,, | Parus | coeruleus | Blaumeise | 10·2—12·5 | 13·5 | Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | ,, | palustris | Sumpfmeise | 10·2—10·8 | 12 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ater | Tannenmeise | 9·2—10·8 | 13·5 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | major | Kohlmeise | 16·5—19·4 | 13·3 | ,, | ,, |
| ,, | Alauda | arvensis | Feldlerche | 23—45 | 15·5±2·7* | Riboisière<br>(Hesse | 1910<br>1921) |
| ,, | Turdus | musicus | Singdrossel | 80—83 | 10 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | pilaris | Wachholderdrossel | (108<br>120—129 | 11·6<br>14 | ,,<br>Parrot | ,, )<br>1893 |
| ,, | ,, (Merula) | merula | Amsel | 76—125 | 7·7<br>10·5 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| ,, | Erithacus | rubecula | Rotkelchen | 15—18·5 | 12 1·5* | Riboisière<br>(Hesse | 1910<br>1921) |
| ,, | Phylloscopus | trochilus | Fitis | 7·3—9·3 | 13·2; 17·8 | Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | ,, | sibilatrix | Waldlaubsäuger | 9·3—11·1 | 18·3 | ,, | ,, |
| ,, | Anorthura | troglodytes | Zaunkönig | 9·9—10·1 | 13 | Riboisirèe | 1910 |
| ,, | Sylvia | atricapilla | Schwarzplättchen | 13·1—16·2 | 11·6 | Riboisière | 1910 |
| ,, | Accentor | modularis | Sänger | 16·8—19·1 | 9·4 | ,, | ,, |
| ,, | Ampelis | garrulus | Seidenschwanz | 60—63 | 15·1 | Hesse | 1921 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | x<br>Totalgewicht g | k<br>Herz<br>(⁰/₀₀) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sperlingvögel | Hirundo | rustica | Rauchschwalbe | 12—21 | 14·5 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| Segler | Cypselus | apus | Turmsegler | 32—51 | 16·5<br>13 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| Spechte | Jynx | torquilla | Wendehals | 22—33 | 17·7 | Parrot | 1893 |
| ,, | Picus | martius | Schwarzspecht | 258—300 | 13 | Hesse | 1921 |
| | Dendrocopus | major | Großer Buntspecht | 72—100 | 12·6 | ,, | ,, |
| ,, | Gecinus | viridis | Grünspecht | 135—203 | 14·6±2·2 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| Kuckucksvögel | Alcedo | ispida | Eisvogel | 37—43 | 18±3 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| ,, | Cuculus | canorus | Kuckuck | 87—149 | 13·2 1·2<br>11·5±1·5 | Parrot<br>(Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910)<br>1921 |
| Papageien | Melopsittacus | undulatus | Wellensittich | 17—35 | (24·2) 13<br>10·6 | (Parrot<br>(Hesse | 1893)<br>1921) |
| Nachtraubvögel | Strix | flammea | Schleiereule | 202—353 | 9·5<br>8 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| ,, | Carine (Athene) | noctua | Käuzchen | 140—267 | 9·6<br>8·4 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| ,, | Syrnium | aluco | Waldkauz | 320—555 | 9·3<br>5 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| ,, | Otus (Asio) | vulgaris | Waldohreule | 195—355 | 11 (9-16)<br>9·7<br>8 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| ,, | ,, | accipitrinus | Sumpfohreule | 280—330 | (12<br>9·8 | Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| Tagraubvögel | Gyps | fulvus | Mönchsgeier | 7269—7689 | 7·2 | Riboisière | (1910 |
| ,, | Falco (Hypotriarchis) | aesalon | Merlin | 131—216 | (8·1<br>16 5 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| ,, | ,, | subbuteo | Lerchenfalk | 172—255 | 17<br>11 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | ,, | peregrinus | Wanderfalk | 555—1156 | 15 4 | Hesse | 1921 |
| ,, | Cerchneïs | tinnunculus | Turmfalk | 137—262 | 11 9<br>9 3<br>9 9 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| ,, | Pernis | apivorus | Wespenbussard | 734—911 | 8 2 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | Buteo | vulgaris | Bussard | 587—1283 | 8 3<br>6 7<br>7 5 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| ,, | Archibuteo | lagopus | Rauhfußbussard | 740—1112 | 8 3 | Hesse | 1921 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | Totalgewicht g | Herz (‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tagraubvögel | Haliaetus | albicilla | Seeadler | 3966—6235 | 9·1<br>7·7 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921) |
| „ | Aquila | chrysaetus | Steinadler | 3315—3712 | (7·2<br>8·4 | Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| „ | Accipiter (Astur) | nisus | Sperber | 110—297 | 11·9<br>9<br>9·6 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| „ | Astur | palumbarius | Habicht | 561—1330 | 8·7<br>9·6 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| Taucher | Podiceps | cristatus | Haubentaucher | 633—1371 | 10·8<br>9·7 | Parrot<br>Hesse | 1893)<br>1921 |
| „ | „ | fluviatilis | Zwergtaucher | 170—218 | (15·3, 11·7<br>12·5 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| Sturmvögel | Fulmarus | glacialis | Eissturmvogel | 686—802 | 8 | „ | „ |
| Stelzvögel | Botaurus | stellaris | Rohrdommel | 793—1466 | 8·7 | (Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Nycticorax | griseus | Nachtreiher | 386—537 | 8·9±1 | (Riboisière<br>Parrot | 1910)<br>1893 |
| „ | Ardea | cinerea | Fischreiher | 955—1482 | 10·5±2·5 | (Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893)<br>1910<br>1921 |
| „ | Ciconia | alba | Storch | [illegible] | (11·5<br>7·5<br>8·4 | Parrot<br>(Riboisière<br>(Hesse | 1893)<br>1910)<br>1921 |
| Entenschnäbler | Merganser | serrator | Mittelsäger | 770—1319 | 15·7*<br>11·2 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| | | merganser | Gänsesäger | 1026—1725 | (12·5*<br>11·9 | Parrot<br>Hesse | 1893)<br>1921 |
| „ | Clangula | clangula | Schellente | 585—930 | 11·2 | „ | „ |
| „ | Fuligula | cristata | Reiherente | 501—840 | 11·5 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| „ | Nettion (Querquedula) | crecca | Krickente | 269—453 | 12±2 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Mareca | penelope | Pfeifente | 448—772 | 11±1·8 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Anas | boschas | Stockente | 916—1205 | 10·6<br>12·8<br>8·5<br>9·9 | (Parrot<br>(Riboisière<br>(Hesse<br>Timman | 1893)<br>1910)<br>1921)<br>1919 |
| | Cygnus | musicus | Singschwan | 6190—6950 | 11·8±0·5 | Parrot | 1893 |
| Sumpfläufer | Grus | grus | Kranich | 1390—5127 | 8·5±0·5 | Hesse | 1921 |
| | Otis | tarda | Trappe | 5350—12500 | 10·3 | „ | „ |
| | Oedicnemus | oedicnemus | Triel | 279—438 | 10·3—11·2) | „<br>(Riboisière | „<br>1910) |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | Totalgewicht g | Herz (‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sumpfläufer | Charadrius | hiaticula | Sandregenpfeifer | 45—56 | 17±2 | Parrot | 1893 |
| „ | „ | curonica | Flußregenpfeifer | 30—32 | 21 | „ | „ |
| „ | „ | pluvialis | Goldregenpfeifer | 150—170 | (15·3<br>17·4 | Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| „ | Vanellus | cristatus | Kiebitz | 190—205 | 12·6±3 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | „ | capella | „ | 195—242 | 12·9±2·1 | Riboisière | 1910 |
| „ | Scolopax | rusticola | Waldschnepfe | 284—335 | (11·1<br>(10 | Hesse<br>Riboisière | 1921)<br>1910 |
| | Gallinago | scolopacina | Bekassine | 97—138 | 11·9<br>11·6 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| „ | Tringa | alpina | Alpenstrandläufer | 38—52 | 19±3 | Parrot<br>(Hesse | 1893<br>1921) |
| „ | „ | canuta | Isländ. „ „ | 91—110 | 15·7±1(·3 | Parrot<br>Riboisière | 1893<br>1910) |
| „ | „ | minuta | Zwerg „ „ | 18—28 | 12·5<br>19±3 | „<br>Parrot | „<br>1893 |
| „ | „ | subarquata | Zwergbrachvogel | 38—61 | 15·8±0·9<br>18·2±2 | „<br>Hesse | <br>1921 |
| | Numenius | arquatus | Brachvogel | 500—1825 | 18·2±2<br>(11·5 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921) |
| | Totanus | ochropus | Strandreiter | 48—63 | (10·5-18·9)<br>15·7 | Riboisière | 1910 |
| „ | Fulica | atra | Bläßhuhn | 680—712 | 9·3±2·7 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921 |
| „ | Gallinula | chloropus | Teichhühnchen | 231—319 | 6·7±1·8 | (Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | Crex | pratensis | Wachtelkönig | 125—195 | 11·3*<br>8·4 | (Parrot<br>(Riboisière<br>Hesse | 1893)<br>1910)<br>1921 |
| „ | Rallus | aquaticus | Wasserralle | 69—117 | 11·1 | (Riboisière<br>Hesse | 1910)<br>1921) |
| Langschwinger | Alca | torda | Tordalk | 459—610 | 9·8±1·6 | Riboisière<br>(Hesse | 1910)<br>1921 |
| „ | Puffinus | anglorum | Puffalk | 305—400 | 11·1 | Riboisière | 1910 |
| „ | Fratercula | arctica | Nordalk „Macareux" | 300—386 | 11·1 | „ | „ |
| „ | Sterna | minuta | Seeschwalbe | 48—50 | 15·5±0·5 | Parrot | 1893 |
| | Larus | marinus | Mantelmöve | 1080—1752 | 10·4±1·1 | Riboisière<br>Hesse | 1910<br>1921 |
| „ | „ | argentatus | Silbermöve | 693—806 | 10·1 | Riboisière | 1910 |
| „ | „ | canus | Sturmmöve | 290—497 | 10·5±2 | (Parrot) ( „<br>Hesse | „<br>1921 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | Totalgewicht g | k Herz (‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Langschwinger | Larus (Xema) | ridibundus | Lachmöve | 195—312 | 10·5±2<br>12 ±4<br>9·2±1 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| Tauben | Columba | palumbus | Ringeltaube | 443—507 | (13·8*<br>(10·6 | Hesse<br>Parrot | 1921)<br>1893) |
| ,, | ,, | oenas | Holztaube | 247—269 | (13·8*<br>12·7 | ,,<br>Hesse | ,, )<br>1921) |
| ,, | ,, | livia | Haustaube | 224—460 | 13·1±3 | Parrot | 1893 |
| Hühnervögel | Lophortyx | californicus | Schopfwachtel | 158—195 | 1·2±0·8 | Riboisière | 1910 |
| ,, | Coturnix | communis | Wachtel | 70—120 | 9·3±2 | ,, | ,, |
| ,, | Lyrurus | tetrix | Birkhuhn | 1146—1505 | 11±2·5 | Parrot<br>Riboisière<br>Hesse | 1893<br>1910<br>1921 |
| ,, | ,, | urogallus | Auerhuhn | 4000—5250 | 8·4±2 | Parrot<br>Hesse | 1893<br>1921 |
| ,, | Lagopus | albus | Schneehuhn | 470—725 | 8·6±1 | Riboisière<br>vgl. auch Strohl n. Hesse | 1910 |
| ,, | Tetrastes | bonasia | Haselhuhn | 345—387 | 4·8±0·8 | (Parrot<br>Riboisière | 1893)<br>1910 |
| ,, | Perdix | cinerea | Rebhuhn | 315—366 | 6·9 | Hesse | 1921 |
| ,, | Phasianus | colchicus | Fasan | 1267—1445 | 4·2 | ,, | ,, |
| ,, | Gallus | domesticus | Haushuhn | 30—1595 | 9·1—6·1* | Welcker u. Brandt auch Houssay | 1902 |
| Schlangen | Vipera | berus | Kreuzotter | 22—30 | 2·6 | (Hesse | 1921 |
| ,, | Tropidonotus | natrix | Ringelnatter | 35—66 | 2·9 | ,, | ,, |
| Echsen | Tarentola | mauritanica | Gecko | 8·3—8·4 | 1·7 | ,, | ,, |
| ,, | Lacerta | vivipara | Bergeidechse | 3·2—4·1 | 2·2 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | viridis | Smaragd ,, | 28·5—40·3 | 2·1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | agilis | Zaun ,, | 10·1—13·1 | 2·2 | ,, | ,, |
| ,, | Anguis | fragilis | Blindschleiche | 5·5—31·0 | 1·5±0·6 | ,, | ,, |
| Froschlurche | Rana | esculenta | Wasserfrosch | 5·7—92·2 | 1* 2·8<br>2·1±0·6 | Welcker u. Brandt<br>Hesse | 1902<br>1921 |
| ,, | ,, | temporaria | Grasfrosch | 12·5—69·5 | 2·8 | ,, | ,, |
| ,, | Bombinator | pachypus | Unke | 6·8—7·0 | 2·8 | ,, | ,, |
| ,, | Bufo | vulgaris | Erdkröte | 31—180 | 3·3 | ,, | ,, |
| ,, | Hyla | arborea | Laubfrosch | 2·9—7·9 | 5·9±2·9 | ,, | ,, |
| Schwanzlurche | Molge | cristata | Kammolch | 4—12 | 1·75±0·7 | ,, | ,, |
| ,, | Salamandra | maculosa | Feuersalamander | < 6—30 | [5·8] 2·6<br>1·8±0·6 | Welcker u. Brandt<br>Hesse | 1902 |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | Totalgewicht g | k Herz (‰) | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Knochenfische | Balistes | capriscus | Spritzfisch | 201—416 | 0·8 | Hesse | 1921 |
| ,, | Lophius | budegassa | Anglerfisch | 138—897 | 0·9 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | piscatorius | Seeteufel | 268—17.000 | 1·15±0·5* | ,, | ,, |
| ,, | Uranoscopus | scaber | Sterngucker | 48—292 | 0·5±0·12 | ,, | ,, |
| ,, | Trachinus | draco | Drachenfisch | 63—115 | 0·65±0·1 | ,, | ,, |
| ,, | Peristedion | cataphractum | Panzerfisch | 57—158 | 0·58±0·12 | ,, | ,, |
| ,, | Dactylopterus | volitans | Flughahn | 155—730 | 0·73±0·12 | ,, | ,, |
| ,, | Trigla | corax | Knurrhahn | 59—419 | 0·74±0·12 | ,, | ,, |
| ,, | Scorpaena | scropha | Skorpionsfisch | 139—175 | 0·70±0·1 | ,, | ,, |
| ,, | Rhombus | maximus | Steinbutt | 275—835 | 0·61±0·15 | ,, | ,, |
| ,, | Zeus | faber | Häringskönig | 207—1570 | 0·77±0·06 | ,, | ,, |
| ,, | Trachurus | trachurus | Stöcker | 94—154 | 1·52±0·2 | ,, | ,, |
| ,, | Sarda | sarda | Sarde | 755—855 | 1·98±0·15 | ,, | ,, |
| ,, | Scomber | scombrus | Makrele | 89—293 | 1·17±0·1 | ,, | ,, |
| ,, | Crenilabrus | pavo | Pfaufisch | 112—225 | 0·62±0·15 | ,, | ,, |
| ,, | Labrus | festivus | Lippfisch | 132—252 | 0·54±0·15 | ,, | ,, |
| ,, | Dentex | dentex | Zahnbarsch | 201—221 | 0·73 | ,, | ,, |
| ,, | Pagellus | erythrinus | Pagel | 95—166 | 0·41±0·8 | ,, | ,, |
| ,, | Box | salpa | Meerbrassen | 298—596 | 1·28±0·3 | ,, | ,, |
| ,, | Serranus | cabrilla | Sägebarsch | 106—130 | 0·69±0·06 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | scriba | Sperga | 30—163 | 0·64±0·1 | ,, | ,, |
| ,, | Morone | labrax | Lippenbarsch | 247—750 | 0·76±0·1 | ,, | ,, |
| ,, | Gadus | minutus | Schellfisch | 70—116 | 0·60±0·04 | ,, | ,, |
| ,, | Mugil | chelo | Mugil | 109—113 | 0·75±0·04 | ,, | ,, |
| ,, | Gastrosteus | aculeatus | Stichling | 0·4—1·15 | 2·5; 1·7* | Welcker u. Brandt | 1902 |
| ,, | Belone | acus | Knochenhecht | 107—127 | 0·90±0·05 | Hesse | ,, |
| ,, | Ophichthys | serpens | Schlangenfisch | 141—152 | 0·33±0·05 | ,, | ,, |
| ,, | Anguilla | vulgaris | Flußaal (Schmalkopf)<br>(Breitkopf) | | 0·59<br>0·92 | Törlitz nach Hesse<br>,, | 1921<br>,, |
| ,, | Myrus | myrus | Meeraal | 92—258 | 0·57 (54—68) | Hesse | 1921 |
| ,, | Cyprinus | carpio | Karpfen | 795—1845 | 1·17±0·06 | ,, | ,, |
| ,, | Coregonus | wartmanni | Felchen | 303—337 | 0·98±0·08 | ,, | ,, |
| Knorpelfische | Chimaera | monstrosa | Chimaere | 160—895 | 0·33±0·02 | ,, | ,, |
| ,, | Trygon | pastinaca | Stechroche | 585—825 | 1·21±0·01 | ,, | ,, |
| ,, | Torpedo | ocellata | Augenrochen | 257—530 | 1·12±0·2 | ,, | ,, |

| Gruppe | Gattung | Art | Deutscher Name | Totalgewicht g | Herz ‰ | Autor | Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Knorpelfische | Torpedo | marmorata | Zitterrochen | 172—560 | 0·8±0·07 | Hesse | 1921 |
| „ | Raja | asterias | Sternrochen | 142—1100 | 1·02±0·17 | „ | „ |
| „ | Rhina | squatina | Meerengel | 318—1920 | 0·97±0·2 | „ | „ |
| „ | Centrophorus | granulosus | Dornhai | 514—595 | 1·13±0·03 | „ | „ |
| „ | Mustelus | canis | amerik. Hundshai | 76—8434 | 1·2, 0·8* | Kellicott | 1908 |
| Knorpelfische | Mustelus | mustelus | europ. Hundshai | 1255—3375 | 0·85±0·02 | Hesse | 1921 |
| „ | Pristiurus | melanostomus | Sägehai | 138—368 | 0·74±0·06 | „ | „ |
| „ | Scyllium | stellare | Sternhai | 252—550 | 1·1±0·05 | „ | „ |
| „ | „ | canicula | Katzenhai | 136—433 | 1·0 | „ | „ |
| Rundmäuler | Petromyzon | marinus | Seelamprete | (?) 298 | (7·7) 2·8 | (Meckel nach) Hesse | „ |

Die Zellmasse $(x)$ ist innerhalb einer Art und Rasse proportional $(k)$ der Chromosomenanzahl $(y)$; vgl. Kapitel 5).

Tabelle II A.

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | Zustand | Größenschwankung | Teil | Anzahl Zellen | Beobachtungen Autor | aus Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Chordata (Vertebrata) | Mammalia | Homo | sapiens | Mensch | entwickelt | 2: 1: 1/8 | Zungenepithel | 2: 1: 1/8 | Boveri | 1905 |
| „ | Amphibia | Triton | cristatus | Kammmolch | Embryonen | 1: ½ | Phalangen Myotome | 1: ½ | Herlitzka | 1897 |
| „ | Pisces | Ctenolabrus | ctenolabrus | Lippfisch | „ | 1: ½ | Augenblasen | 1: ½ | (Morgan) nach Driesch | 1898 |
| (Urochordata) | Urochordata | Amphioxus | lanceolatus | Lanzettfisch | „ | 1: ½ : ¼ | Chorda | 1: 4/9 : ¼ | Morgan | 1896 |
| (Tunicata) | Tunicata | Phallusia | mammillata | Manteltier | „ | 1: ½ | „<br>Blastomeren | 35·8: 15·9<br>32·5: 14·9 | „<br>(nach Driesch) | „<br>„ |
| Mollusca | Gasteropoda | Crepidula | plana | Schnecke | | 1: 1/25 | Epidermis Niere, Leber, Darm | 1: 1/25 | Conklin | 1896, 1912 |
| Arthropoda | Hexapoda | Sphodromantis | bioculata | Fangheuschrecke | Larven | $2^9$: 1 | Epithel, | $2^9$: 1 | Sztern | 1914 |
| | Crustacea | Daphnia | magna | Wasserfloh | | 8: 1 | Kutikularfacetten | 8: 1 | Warren | 1903 |
| Echinodermata | Asteroïdea | Asterias | glacialis | Seestern | Embryonen | 1: ½ | Urdarmzellen | 170: 80<br>200: 105 | Driesch | 1898 |
| „ | Echinoïdea | Echinus | microtuberculatus | Seeigel | „ | 1: ½ | primäres Mesenchym | 56·4: 27·5 | „ | „ |
| | „ | Sphaerechinus | granularis | | „ | 1: ½ | u. Darmzellen | 83: 41·8<br>30: 14·4 | „ | „ |
| „ | „ | „ | „ | „ | Gastrula u. Blast. | 1: ½ : ¼ : 1/8 | Wand | 512: 230: 152: 130 | Morgan | 1896, 1903 |
| „ | „ | Toxopneustes | variegatus | „ | | 1: ½ : ¼ | Archenteron | 1: ½: ¼ | „ | 1902 |

Die Kernoberfläche ($z$) ist proportional ($k$) der Chromosomenzahl ($y$).

**Tabelle II B.**

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | Zustand | | Chr. Zahl ($y$) | Zellgröße $x$ (relativ zur normalen Gamete) | | Kernoberfläche (relativ zur Gamete) | Beobachtungen Autor | aus Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Echinodermata | Echinoïdea | Echinus | microtuberculatus univalens | Seeigel | „Hemi-karyon" | Zygote | 1 × 9 | 1 : 2 | Ektoderm | 1 : 1·93 | Boveri | 1905 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | „Amphi-karyon" | Gamete | 2 × 9 | 1 : 1 | Chorda Wimperschuer, Gastrula und Plutens; | 1 : 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Strongylocentrotus | lividus | ,, | „Hemi-karyon" | Zygote | 1 × 18 | 1 : 2 | Darmwand-Gastrula | 1 : 2·17 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | „Amphi-karyon" | Gamete | 2 × 18 | 1 : 1 | | 1 : 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | „Diplo-karyon" | Monaster | 2 × 36 | 2 : 1 | Ektoderm und Mesenchym. | 2·02 : 1 | ,, | ,, |

Das Gewicht ($x$) ist proportional ($k$) der dritten Potenz der Länge ($y^3$).

**Tabelle III A.**

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | Zustand | Alter | | | Gewicht $x$ g | | Länge $y$ cm | | | Konstante $k = \frac{x}{y^3}$ | Beobachtungen Autor | aus Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | von | bis | von | bis | der | von | bis | | | |
| Vertebrata | Mammalia | Homo | sapiens | Mensch (Deutsche) | ♂ ♀ | Jahren | 0 | | 3250 | | Sitzhöhe | 32 | | 0·080 | Fehling | 1879 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | (Nordamerikaner) | ♂ | ,, | 5 | 16 | 19337 | 56042 | ,, | 60·3 | 86·2 | 0·080 | West | 1894 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | 5 | 16 | 17854 | 49442 | ,, | 58·6 | 81·7 | 0·085 | ,, | |
| ,, | ,, | ,, | ,, | (Belgier) | ♂ | ,, | 0 | 16 | 3100 | 45400 | ,, | 34·0 | 80·9 | 0·07943 | Quetelet | 1870 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | 0 | 16 | 3000 | 43500 | ,, | 33·6 | 80·8 | 0·07943 | ,, | |
| ,, | ,, | Mus (Epimys) | decumanus | Wanderratte | ♂ ♀ | Tage | 0 | | 5 | 525 | ,, | 5·25 | 28 | 0·025 | Donaldson | 1911 |
| ,, | ,, | ,, | decumanus albus | Albino-Ratte | ♂ ♀ | 0 | 0 | 730 | 5 | 325 | ,, | 5·88 | 22·50 | 0·027 | ,, | 1909 |
| ,, | ,, | Bos | taurus | Hausrind | — | Monate | 0 | 34 | 37000 | 655700 | Rumpf | 78 | 201·1 | 0·07408 | Cornevin | 1892 |
| ,, | Amphibia | Rana | esculenta | Teichfrosch | Imago | ? | ? | ? | 18·9 | 58·0 | Körper | 5·73 | 8·70 | 0·095 | Donaldson | 1910 |
| ,, | ,, | ,, | temporaria | Grasfrosch | ,, | ? | ? | ? | 14·5 | 39·1 | ,, | 5·23 | 7·68 | 0·095 | ,, | |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | Jahr | 1 | 4 | 0·8 | 22·0 | ,, | 2·25 | 5·75 | 0·100 | Fischer-Sigwart | 1897 |

Tabelle III A (Schluß).

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | Zustand | Alter | | | Gewicht x g | | Länge y cm | | | Konstante $k = \frac{x}{y^3}$ | Beobachtungen Autor | aus Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | von | bis | von | bis | der | von | bis | | | |
| Vertebrata | Amphibia | Rana | fusca (= temp.?) | Grasfrosch | Imago | Jahr | 0 | 5 | 0·2880 | 26·8940 | Körper | 1·4 | (6·32) | 0·100 | Schaper | 1902 |
| ,, | ,, | ,, | pipiens | Singfrosch (aus Brandywine)) | ,, | ? | ? | ? | 21·0 | 45·5 | ,, | 6·01 | 7·58 | 0·100 | Donaldson | 1911 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, (aus Minnesota) | ,, | ? | ? | ? | 48·5 | 64·9 | ,, | 7·81 | 8·51 | 0·100 | | |
| ,, | ,, | Triton (Molge) | cristatus | Kammolch Serie A, Gruppe 1-4 | ,, | Jahre | 1 | 2 | 0·909 | 4·122 | Total | 3·600 | 5·100 | 0·027 | Morgulis | 1912 |
| ,, | ,, | ,, ,, | ,, | Kammolch Serie A, Gruppe 5-14 | ,, | ,, | ,, | ,, | 1·055 | 3·916 | ,, | 3·670 | 5·500 | 0·024 | ,, | ,, |
| ,, | Pisces | Fundulus | heteroclitus | ? (1. Gruppe Tb. IV) | — | ? | ? | ? | 4·48 | 12·71 | ,, | 6·058 | 9·185 | 0·018 | Scott | 1907 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | Kammolch (2. Gruppe Tb. V) | — | ? | ? | ? | 3·38 | 20·85 | ,, | 6·167 | 10·82 | 0·011 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Umbra | crameri | Hundsfisch | — | ? | ? | ? | 3·50 | 14·00 | ,, | 6·9 | 11 | 0·010 | Dunin-Wasowicz | 1906 (unpubl.) |
| ,, | ,, | Phoxinus | laevis | Elritze | — | ? | ? | ? | 11·2 | 18·4 | ,, | 5·515 | 6·110 | 0·068 | ,, ,, | ,, |
| ,, | ,, | Solea | platessa | Scholle | | ? | ? | ? | 113 | 875 | ,, | 23 | 45 | 0·0096 | „Report" (vgl. Thompson) | 1908 (1917) |
| ,, | ,, | Mustelus | canis | Hundshai | — | Jahre | 0 | 5 | 75 | 2750 | ,, | 32·5 | 99·0 | 0·0028 | Kellicott | 1908 |
| Arthropoda | Hexapoda | Bombyx | mori | Seidenspinner | Raupe | Tage | 0 | 35 | 0·000375 | 4·401 | ,, | 0·32 | 9·0 | 0·0090 | (x) Luciani, (y) Bolle | 1897, 1908 |
| ,, | ,, | Sphodromantis | bioculata | Fangheuschrecke | Larve | ,, | | 188 | 0·00362 | 2·07874 | Halsschild | 0·226 | 2·190 | 0·200 | Przibram u. Megušar | 1912 |
| ,, | Crustacea | Astacus (Potamobius) | fluviatilis | Flußkrebs | ♂ ♀ | Jahre | 0 | 5 | 0·5 | 18·5 | Total | 2·5 | 19 | 0·012 | Soubeiran | 1865 |
| ,, | ,, | Homarus (Gammarus) | americanus | Hummer (Nordamerika) | ♂ | ,, | | | 165·8 | 7838 | ,, | 15·26 | 55·24 | 0·048 | Herrick | 1895 |
| ,, | ,, | ,, ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | | 272·2 | 2156 | ,, | 15·26 | 38·10 | 0·048 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, ,, | europaeus | ,, (Europa) | — | ,, | | | 1422 | 6350 | ,, | 19·50 | 59·06 | 0·033 | (Buckland, Byatt, Sewell) | ,, |
| ,, | ,, | ,, ,, | | ,, | ,, | ,, | | | ,, | ,, | Halsschild | 20·32 | 23·49 | 0·510 | ,, | ,, |
| Mollusca | Gasteropoda | Clausilia | laminata | Schließmundschnecke | | ,, | 0 | 2 | 0·050 | 0·190 | Gehäuse | 1·374 | 1·825 | 0·016 | Zusatz während des Druckes: Chr. Petersen: „Das Quotientengesetz" | 1921 |

Das Volumen ($x$) ist proportional ($k$) der dritten Potenz der Länge ($y^3$) [vgl. Kapitel 6].

Tabelle III B.

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | Zustand | Alter | | | Volumen x Länge × Breite × Höhe | | Länge y | | Konstante $k=\frac{x}{y^3}$ | Beobachtungen Autor | aus Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mollusca | Gasteropoda | Nassa | obsoleta | Fischreuse | — | ? | ? | ? | 0·75307 | 1·8539 | 1·275 | 1·714 | 0·37 | Dimon | 1903 |
| ,, | Acephala | Dosinia | discus | Scheibenmuschel | | ? | ? | ? | 2·7365 | 100·49 | 2 | 7 | 0·30 | Crozier | 1914 |
| Protista | Infusoria | Stylonichia | mytilus | Muscheltierchen | | | | | 288·99 | 705·76 | 9·73 | 12·80 | 0·335 | Popoff | 1908 |
| ,, | ,, | Frontonia | leucas | Riesenurtier | | | | | 425·293 | 1262250 | 110 | 165 | 0·310 | ,, | ,, |

**Tabelle IV A.**

Die Masse der Einzelligen verdoppelt sich von einer Teilung ($x_0$) zur anderen ($x_1$); $x_1 : x_0 = 2$; dies äußert sich auch im Gehäusebau proportional sich vergrößernder Foraminiferen durch die Längenzunahme von Kammer ($y_0$) zu Kammer ($y_1$) in angenähert $\sqrt[3]{2} \doteq 1{\cdot}26$. [Vgl. Kap. 7.]

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | | $x_1 : x_0$ | Körperteil | $y_1 : y_0$ | Zeichnungen, Beobachtungen von: Seite | Tafel, Figur | Autor | von Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Protozoa | Infusoria | Paramaecium | caudatum | Pantoffeltierchen | | 2 | Totallänge<br>Totalbreite | 2·412<br>1 | II, 496 | —, 7 | Jennings | 1908 |
| ,, | ,, | Frontonia | leucas | Riesenurtier | | 2 | = Durchmesser<br>jede Länge | 1·26 | | | Hertwig, Popoff | 1908 |
| ,, | Foraminifera | Rheophax | nodulosa | Kammertierchen | | | Kammerlänge | 1·18 | I, 182 | (XX, 1) | Rhumbler | 1909—1911 |
| ,, | ,, | ,, | nana | ,, | | | ,, | 1·23 | ,, ,, | (VIII, 7) | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | dentaliniformis | ,, | | | ,, | 1·39 (1·35) | I, 183 | (VIII, 21) | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | | | Breite | 1·26 (1·21) | ,, ,, | ( ,, ) | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | pilulata | ,, | | | Radius | 1·213 | II, 460 | —, CXXXIII | ,, | ,, |
| ,, | ,, | | saccaminae | ,, | | | ,, | 1·425* | ,, ,, | —, CLXXIV | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | findens | ,, | | | Länge | 1·29 | II, 466, a | CLXXV | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | | | ,, | 1·245 | ,, ,, b | ,, | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Nodosaria | soluta | ,, | | | | 1·20 | I, 68 | XIII, 1a | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | | | | 1·20 | | XIII, 1b | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | communis | ,, | | | ,, | 1·26 | I, 68 | XIII, Ba | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | | | | 1·26 | ,, ,, | XIII, Bb | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Bolivina | punctata | ,, | | | ,, | 1·24 ? | I, 82 | —, XXVI | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Hormosina | normani | ,, | | | Radius | 1·25 | II, 441 | —, CXLIV | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Nodosinella | carteri | ,, [Karbon, fossil] | | | Länge d. auseinandergelegten Kammern | 1·29 | II, 442 | —, CXLV | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Globigerina | triloba | ,, | | | Radius | 1·44* | I, 148 | —, XXXIV | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Pulvinulina | menardii | ,, | | | Länge | 1·19 | I, 178 | XXVII, 16 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Triloculina | rotunda | ,, | | | Breite | 1·33 | I, 176 | Schlumberger | (Iterson) Rhumbler | ,, |
| ,, | ,, | Biloculina | depressa | ,, | Form A | | Schalendicke | 1·26 | 548 | Fig. 1 | Schlumberger (Przibram) | (1913) |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, ,, | | longitud. | 1·42* | ,, | ,, 2 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | transv. | 1·50* | ,, | ,, 3 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, ,, | | ,, | 1·28 | 549 | ,, 4 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, ,, | | ,, | 1·36 | ,, | ,, 5 | ,, | ,, |

*) Die zu großen Quotienten sind nachweislich auf Formabweichungen zurückzuführen, bei denen die Proportionalität der einzelnen Kammern nicht gewahrt worden ist.

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | | $x_1 : x_0$ | Körperteil | $y_1 : y_0$ | Zeichnungen, Beobachtungen von: Seite | Tafel, Figur | Autor | von Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Protozoa | Foraminifera | Biloculina | serrata | Kammertierchen | Form A | | transv. | 1·33* | 551 | Fig 6 | Schlumberger (Przibram) | (1913) |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·37* | 551 | ,, 7 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | myrrhina | ,, | ,, A | | ,, | 1·26 | 552 | ,, 8 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·25 | 553 | ,, 9 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | sarsi | ,, | ,, A | | ,, | 1·08* | 554 | ,, 10 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·19 | ,, | ,, 11 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | labiata | ,, | ,, A | | ,, | 1·32 | 556 | ,, 13 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·26 | ,, | ,, 14 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | bradyi | ,, | ,, A | | ,, | 1·42* | 557 | ,, 15 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·39* | 558 | ,, 16 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | vespertilio | ,, | ,, A | | ,, | 1·28 | 561 | ,, 20 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·28 | ,, | ,, 21 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | fischeri | ,, | ,, A | | median. | 1·22 | 563 | ,, 23 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, A | | transv. | 1·27 | ,, | — | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·47* | 564 | ,, 24 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | comata | ,, | ,, A | | ,, | 1·22 | 565 | ,, 26 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·11 | 666 | ,, 27 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | milne-edwardsii | ,, | ,, B | | ,, | 1·30 | 568 | ,, 29 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | pisum | ,, | ,, A | | ,, | 1·47 | 569 | ,, 31 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | anomala | ,, | ,, A | | | 1·24 | ,, | ,, 32 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·37 | 570 | ,, 33 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | elongata | ,, | ,, A | | ,, | 1·33 | 571 | ,, 35 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·30 | ,, | ,, 36 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | lucernola | ,, | ,, A | | longitud. | 1·16 | 572 | ,, 37 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, A | | transv. | 1·31 | ,, | ,, 38 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | ,, | 1·09 | 573 | ,, 40 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | globulus | ,, | ,, A | | ,,<br>longitud. | 1·25<br>1·14 | 575 | ,, 42 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, B | | transv. | 1·25 | 576 | ,, 43 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Planispirina | sphaera | ,, | ,, A | | ,, | 1·23 | 577 | ,, 45 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, A | | Länge | 2·055 | ,, | ,, 46 | ,, | ,, |
| (Protophyta) | Schizomyceta | Bacillus | ramosus | Wurzelbazillus | | | Breite (= Durchmesser) | 1 | 278 | ,, 11 | Ward | 1895 |

Tabelle IV B.

Die Masse von einer Häutung ($x_0$) zur anderen ($x_1$) nimmt bei Metazoen in Potenzen ($z$) von 2 zu; $x_1 : x_0 = 2^z$ und dementsprechend nimmt die Länge von einer Häutung ($y_0$) zur anderen ($y_1$) in analogen Potenzen ($x$) der $\sqrt[3]{2} = 1{\cdot}26$ zu; $y_1 : y_0 = 1{\cdot}26^z$ [vgl. Kap. 8--10].

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | | Alter | $x_1 : x_0$ | Körperteil | $y_1 : y_0$ | Anzahl der Teilungsschritte = $z$ | Beobachtungen Autor | von Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Vertebrata | Reptilia | Tropidonotus | natrix | Ringelnatter | | Ei bis 4. Häutung | 1·089 | | (< 1·029) | (< 1) | Przibram | 1915 |
| „ | Amphibia | Diemyctylus | viridescens | Wassermolch | | unbestimmt | 1·089 | | — | (< 1) | Springer | 1909 |
| Arthropoda | Hexapoda | Pieris | rapae | Rübsaatweißling | Imago | Ei bis 5. letztes Raupenstadium | — | Totallänge | 2·2 | 3, 3, 3, 3 | Tannreuther | 1910 |
| „ | „ | Sphinx | ligustri | Ligusterschwärmer | | Alle 4 Raupenh. | 3·9, 5·1, 33·1 | | | 2, 2, 5 | Geyer | 1913 |
| „ | „ | Malacosoma | neustria | Ringelspinner | | 3.—5. letzte Raupenhäutung | —, — 2·09, 2·21 | | | —, — 1, 1 | Steche | 1912 |
| „ | „ | Bombyx | mori | Seidenspinner | | Ei bis Puppe | > 13·76, 8·46, 4·37, 4·07, 2·16 | | — | 4, 3, 2, 2, 1 | $x$, Luciani u. Lo Manaco<br>$y$ (nicht genau) Bolle | 1897<br>1908 |
| „ | „ | Dytiscus | marginalis | Schwimmkäfer | ♂ | zwei Larvenh, Puppe zu Käfer | 3·94, 1·99 | | | 2, 1 | Bounure (brieflich) | 1913 |
| „ | „ | „ | „ | „ | ♀ | zwei Larvenhäut. Puppe zu Käfer | 4·28, 2·33 | | | 2, 1 | „ „ | „ |
| „ | „ | Pediculus | vestimenti | Kleiderlaus | | Ganze Entwickl. | | | 1·28 | 1 | J. Müller | 1915 |
| „ | „ | Myrmecophana | fallax | Ameisenheuschrecke | | Alle Larvenhäutungen | | Halsschild | 1·236 | 1 | Vosseler | |
| „ | „ | „ | „ | „ | | | | Vorderschenkel | 1·264 | 1 | „ | „ |
| „ | „ | Phyllium | siccifolium | Wandelndes Blatt | | Ei bis Imago | | | 1·285 | 1 | Koppányi (unpubliziert) | |
| „ | „ | „ | „ | „ | | „ | | Hinterschiene | 1·245 | 1 | „ | „ |
| „ | „ | Dixippus | morosus | Stabheuschrecke | ♀ | „ | | Totallänge | 1·294<br>1·21 (1·265) | 1 | Mac Bride u. Jackson<br>Simon Taub (unpubliziert) | 1915 |
| „ | „ | Gongylus | gongylodes | Gespenstfangheuschrecke | | „ | | „ | 1·25 | 1 | Williams | 1904 |
| „ | „ | Sphodromantis | bioculata | Fangheuschrecke | ♂ ♀ | „ | 2·09 | Halsschild-Länge | 1·29 | 1 | Przibram u. Megušar | 1912 |
| „ | „ | „ | „ | „ | | „ | | Breite u Hohe „ | 1·26 | 1 | Sztern | 1914 |
| „ | „ | „ | „ | „ | | „ | | Mittelb.-Schiene | 1·254 | 1 | Przibram | „ |
| „ | „ | „ | „ | „ | | „ | | Hinterb.-Schiene | 1·256 | 1 | „ | „ |
| „ | Crustacea | Gelasimus | pugilator | Winkerkrabbe | ♂ | Imago | | Halsschild-Länge<br>„ Breite | 1·277<br>1·18* | 1<br>1 | Yerkes<br>„ | 1901<br>„ |
| „ | „ | Portunus | savi | Seetangkrabbe | | „ | | Halsschild-Lange | 1·176* | 1 | Zeleny | 1908 |
| „ | „ | „ | „ | „ | | „ | | „ Breite | 1·236 | 1 | „ | „ |
| „ | „ | „ | holsatus | Schwimmkrabbe | Zoëa | Larvenhäutungen | | Rostral- zu Dorsalstachel | 1·27 | 1 | Williamson | 1911 |
| „ | „ | Carcinus | maenas | Strandkrabbe | „ | 4 „ | | „ | 1·23 | 1 | „ | 1903 |
| „ | „ | „ | „ | „ | „ | Imago | | Halsschild-Länge | 1·25 | 1 | Williamson; Meek | „ |

*) Diese unter 1·26 liegenden Quotienten sind Folgen der Scherenasymmetrie, bei der eine Schere unverhältnismäßig viel Masse beansprucht.

Tabelle IV B (I. Fortsetzung).

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | | Alter | $x_1 : x_0$ | Körperteil | $y_1 : y_0$ | Anzahl Teilungsschnitte = $s$ | | Beobachtungen Autor | von Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Arthropoda | Crustacea | Carcinus | maenas | Strandkrabbe | Zoëa | Jmago | | Halsschild-Länge | 1·21, 1·26 | 1 | | Brooks | 1884 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ab 1. Imagohäutung | | | 1·37, 1·38 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | Imago | | ,, -Breite | 1·27 | 1 | | (Waddington), Williamson<br>Fowler | 1903<br>1909 |
| ,, | ,, | Cancer | pagurus | Taschenkrebs | ,, | ab 1. Imagohäutung | | ,, ,, | 1·27, (1·20) | 1 | | Williamson | 1904 |
| ,, | ,, | Eupagurus | longicarpus | Einsiedlerkrebs | ,, | Larvenhäutungen (b. zu Metazoëa) | | ,, ,, | 1·27, 1·07* | 1 | | Thompson | 1903 |
| ,, | ,, | ,, | annulipes | ,, | | ,, | | ,, ,, | 1·27, 1·00* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Homarus | americanus | Hummer | ♂ ♀ | Imago | | Totallänge | 1·12—1·21*<br>1·11—1·19*<br>1·11—1·18* | 1<br>1<br>1 | | Herrick<br>Emmel<br>Hadley | 1895<br>1906<br>1906 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | | Propodus große Schere | 1·29 | 1 | | Herrick | 1895 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | Larven (b. nach 4. Häutung) | | Totallänge | 1·27, 1·12* | 1 | | Ehrenbaum | 1903 |
| ,, | ,, | Coronis | minutus | Heuschreckenkrebs | — | Larvenhäutungen | | Totallänge | 1·25 | 1 | | Brooks | 1886 |
| ,, | ,, | Conchoecia | amerta | Muschelkrebs | ♂ | Alle Häutungen | | ,, | 1·26 | 1 | | Fowler | 1909 |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | curta | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·42* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·40* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | daphnoides | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | elegans | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·32* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | Haddoni | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·45* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·65* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | hyalophyllum | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·40* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·48* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | imbricata | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·45* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·56* | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | loricata | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | magna | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·45—1·83* | 1 | | ,, | ,, |

*) Die zu großen Quotienten sind auf ein nicht proportionales Wachstum nachweislich zurückführbar, bei dem die Breite entsprechend zurückgeblieben ist, so daß das Volumen doch verdoppelt wird.

Tabelle IV B (2. Forts., Schluß).

| Kreis | Klasse | Gattung | Art | Deutscher Name | | Alter | $x_1 : x_2$ | Körperteil | $y_1 : y_0$ | Anzahl Teilungsschnitte z | Beobachtungen Autor | von Jahr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Arthropoda | Crustacea | Conchoecia | magna | Muschelkrebs | ♀ | Alle Häutungen | | Totallänge | 1·44—1·86* | 1 | Fowler | 1909 |
| ,, | ,, | ,, | procera | ,, | ♂ | ,, | | ,, | 1·26 | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·36* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | rhynchena | ,, | ♂ | ,, { nach F., | | | 1·30, 1·59 | 1, 2? | ,, | ,, |
| | | | | | | Annahme interpol. Htgn. } | | ,, | 1·26 | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, { nach F., | | ,, | 1·54 | 2? | ,, | ,, |
| | | | | | | Ann. interp. Htgn. } | | | 1·26 | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | rotundata | ,, | ♂ | ,, (bis auf letzte) | | ,, | 1·26, (1·30*) | 1, 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, ( ,, ) | | ,, | 1·26 (1·39*) | 1, 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | spinifera | ,, | ♂ | Alle Häutungen | | ,, | 1·32* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, | | ,, | 1·44* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | spinirostris | ,, | ♂ | ,, Biskaya (Neapel) | | ,, | 1·39, (1·35)* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | ,, | ,, | ,, | ♀ | ,, ,, | | ,, | 1·46* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Halyocypris | globosa | ,, | ♀ | | | ,, | 1·62* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Cypridina | castanea | ,, | ? | | | ,, | 1·5* | 1 | ,, | ,, |
| ,, | ,, | Daphnia | magna | Wasserfloh | ♀ | | | Kutikularrauten | 1·32 | 1 | Warren | 1903 |

*) Die zu großen Quotienten sind auf ein nicht proportionales Wachstum nachweislich zurückführbar, bei dem die Breite entsprechend zurückgeblieben ist, so daß das Volumen doch verdoppelt sein wird.

**Zusatz während des Druckes:** Nach den von Chr. Petersen (Das Quotientengesetz, Kopenhagen, Lunos Buchdruckerei, 1921) gelieferten Daten dürften wir im Wachstum der Schnecken aus dem periodischen Schalenanbau analoge Interpretation der absoluten Quotientenwerte vornehmen können, was späterer Gelegenheit vorbehalten bleiben muß, da ich eben erst durch die Freundlichkeit des Verfassers sein interessantes Büchlein in die Hand bekommen habe.